# Tierexperimentelle Untersuchungen zur Frage der Stabilität angeborener Verhaltensweisen in Durchgangs-Syndromen

Von Manfred Blösch

1974

peri med
Verlag Dr. med. D. Straube, D-8520 Erlangen

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543108_0028

# Tierexperimentelle Untersuchungen zur Frage der Stabilität angeborener Verhaltensweisen in Durchgangs-Syndromen

Von Manfred Blösch

20 Abbildungen und 6 Tabellen

peri med Verlag Dr. med. D. Straube, D-8520 Erlangen 1976

1974 № 161

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

ISBN: 3-921222-56-7

Copyright 1976 by perimed Verlag Dr. med. D. Straube,
D-8520 Erlangen, Printed in Germany

Alle Rechte, insbesondere das Recht der Vervielfältigung und Verbreitung sowie der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten. Kein Teil des Werkes darf in irgendeiner Form (Fotokopie, Mikrofilm oder ein anderes Verfahren) ohne schriftliche Genehmigung des Verlages reproduziert werden.

Druck: Druckerei S. Kriegelstein, Bierlachweg 37, D-8520 Erlangen

# I N H A L T S V E R Z E I C H N I S

Seite

I. Problemstellung ..... 1

II. Methode ..... 4

III. Experimentelle Möglichkeiten des Eingreifens in den Ablauf angeborenen Verhaltens ..... 6

A. Aufbau des Instinktverhaltens ..... 6

1. Appetenzverhalten .....11

2. Auslösemechanismen .....12

3. Reaktionsbereitschaft .....13

B. Induktion von Durchgangs-Syndromen .....16

1. Barbituratintoxikationen .....17

a) Dosis und Konzentration im Blutserum .19

b) Verlauf der Konzentrationskurve im Serum .....21

aa) Phenobarbital-Na .....21

bb) Pentobarbital-Na .....22

c) Barbituratkonzentration im Serum und neuronale Aktivität .....23

aa) Klinisches Bild und Barbituratspiegel .....24

bb) Elektrographische Meßgrößen und Barbituratspiegel .....29

cc) Aktivität des Atemzentrums und Barbituratspiegel .....31

2. Sauerstoffmangel .....33

3. Traumen .....34

4. Neurotrope Substanzen .....35

IV. Instinktverhalten in Durchgangs-Syndromen ..... 36

A. Nahrungsaufnahme ..... 36

Beutefanghandlung der Hauskatze ..... 36

a) Spontanes Verhalten gegenüber freibeweglichen Ratten ..... 38

b) Durch elektrische Hirnreizung ausgelöste Beutefanghandlungen ..... 44

B. Körperpflege ..... 51

1. Versuche mit Ratten ..... 53

2. Versuche mit Zebrafinken ..... 55

3. Versuche mit Silbermöwen im Freiland ..... 58

C. Fortpflanzungsverhalten ..... 62

1. Balzverhalten ..... 63

a) Versuche mit Zebrafinken ..... 63

b) Versuche mit einem Kanarienhahn ..... 66

2. Brutpflegeverhalten ..... 69

a) Versuche mit Silbermöwen im Freiland .. 69

b) Beobachtungen an Hauskatzen ..... 84

D. Sozialverhalten ..... 85

1. Sozialverhalten der Silbermöwe am Brutplatz ..... 85

a) Kommunikation der Brutpartner ..... 85

b) Kommunikation in der Kolonie ..... 87

c) Wirkung von Pharmaka auf das Sozialverhalten ..... 88

d) Revierverhalten ..... 94

2. Kontaktsitzen und soziale Gefiederpflege beim Zebrafinken ..... 97

a) Beobachtungen im Schwarm ..... 97

b) Versuche mit Attrappen ..... 99

3. Reaktion unbehandelter Tiere gegenüber den verhaltensgestörten Artgenossen ..... 103

a) Silbermöwen am Nest ..... 103

b) Übrige Verhaltensweisen in der Möwenkolonie ..... 104

c) Zebrafinken im Schwarm ..... 105

V. Andere Formen des Verhaltens im Durchgangs-Syndrom ..... 106

A. Endogene Rhythmik ..... 106

Zirkadiane Rhythmik der Waldmaus ..... 106

a) Verlauf der Aktivitätsperioden ..... 107

b) Beginn und Ende der Aktivität ..... 107

B. Höhere zerebrale Leistungen ..... 110

1. Einfache Wahlversuche mit Katzen ..... 110

2. Generalisation von Gleich und Ungleich .. 113

VI. Diskussion ..... 115

VII. Zusammenfassung ..... 145

VIII. Literatur ..... 148

Nachwort ..... 162

## I. Problemstellung

Eine Minderung des Gedächtnis, der Merkfähigkeit, des Erlebens und des Bewußtseins ist stets ein Ereignis, das mehr als den Betroffenen selbst, die Angehörigen und die nächste Umgebung eines Patienten beeindruckt. Das plötzliche oder allmähliche Versagen der psychischen Leistungsfähigkeit, das von leichten, kaum wahrgenommenen Störungen des Gedächtnis und der Merkfähigkeit bis hin zur Bewußtseinstrübung und zur Bewußtlosigkeit führen kann, begleitet zahlreiche krankhafte Prozesse sehr unterschiedlicher Art, die sich auf die Funktion des Zentralnervensystems auswirken. Derartige "körperlich begründbare Psychosen" werden daher schon seit langer Zeit, insbesondere von Kurt Schneider, von den "endogenen Psychosen" abgetrennt, über deren Ätiologie bisher nur sehr wenig bekannt ist. Bei den "körperlich begründbaren Psychosen" sind dagegen enge Beziehungen zwischen pathophysiologischen Vorgängen im zentralen Nervensystem und den psychotischen Erscheinungen mit naturwissenschaftlichen und psychologisch-psychiatrischen Methoden in einem weiten Umfang nachzuweisen, wie es die Arbeiten von H.H. Wieck - seit dem Jahre 1956 - über die Durchgangs-Syndrome und die Funktionspsychosen gezeigt haben. Die hierbei nachgewiesenen Zusammenhänge sind aber in erster Linie quantitativer Natur, die den Grad der Beeinträchtigung höherer geistiger

Leistungen mit dem Ausmaß der körperlichen Störungen korrelieren. Bisher wurde vorwiegend das Betroffensein der "höheren geistigen Leistungen" in Durchgangs-Syndromen untersucht, die nach H. Daun (1973) neben den "psychischen Grundfunktionen" auf ganz verschiedenen Ebenen ablaufen: Begreifen, Urteilen, Werten, Streben, Sichentschließen und Planen.

Mit Hilfe des Syndromtests von F. Böcker (1961) ist es möglich, den Schweregrad des Durchgangs-Syndroms quantitativ zu bestimmen und seine Zu- oder Abnahme im Verlauf einer Erkrankung zu verfolgen. Mit diesem Test werden vornehmlich diejenigen zerebralen Leistungen erfaßt, die an das Gedächtnis und an die Merkfähigkeit gebunden sind und das Generalisations-, Kombinations- und Abstraktionsvermögen umfassen.

Daneben ist die Frage zu stellen, ob und in welchem Umfang bei leichten oder schwereren Störungen der Hirntätigkeit außer diesen "höheren" - vorwiegend neokortikalen - Aktivitäten auch andere, ursprünglichere Leistungen verändert werden - jene angeborenen Mechanismen vor allem, von denen die lebenserhaltenden Verhaltensweisen, wie das Auffinden, Erbeuten oder Gewinnen von Nahrung, das Zusammenfinden von Sexualpartnern, die Brutpflege, die Reaktion auf Gefahren usw., ermöglicht und kontrolliert werden.

Da der Mensch von diesen "niedrigen" Leistungen weitgehend unabhängig geworden ist und sich angeborenes Verhalten bei ihm trotz seiner Anlage in allen Bereichen fast

nur noch im Ausdrucksverhalten beobachten läßt, haben wir die Auswirkungen von experimentell erzeugten Funktionspsychosen auf mehrere Bereiche angeborenen Verhaltens in Versuchen mit verschiedenen Tierarten untersucht.

Ein weiteres Ziel dieser Studie ist es, der "Fundamentalfunktion" nachzuspüren, die von H.H. Wieck als diejenige Hirnfunktion postuliert wurde, die das Fundament des seelisch-geistigen Seins bildet. Die Anwendung von Psychopharmaka und Barbituraten dient uns hierbei ausschließlich zur Beeinflussung der Hirnfunktion und des Verhaltens, wobei pharmakologische und toxikologische Probleme nicht berücksichtigt werden konnten.

Bei der großen Vielfalt tierlichen Verhaltens war es bisher nur möglich, eine beschränkte Anzahl von Verhaltensweisen auszuwählen und zu untersuchen. Die vorliegende Studie kann somit nur einen ersten Einblick in ein großes Arbeitsgebiet vermitteln, aus dem in Zukunft, auf Grund seiner Zwischenstellung, wertvolle Anregungen und Erkenntnisse, sowohl im Bereich der ethologischen, neuro-psychiatrischen wie auch der pharmakologisch-toxikologischen Forschung, zu erwarten sind.

## II. Methode

Es war unser besonderes Anliegen, das Verhalten von Tieren, wo immer möglich, im Freiland oder zumindest unter naturnahen Bedingungen zu beobachten. Durch diese Methode sind zweifellos mehr Informationen über das Gesamtverhalten und über Verhaltensänderungen in den einzelnen Bereichen zu erhalten als es durch einige willkürlich ausgewählte, apparativ überwachbare Reaktionen allein möglich ist. Vor allem kann die Bedeutung von experimentell ausgelösten Verhaltensänderungen für die Existenz des Individuums wie der Art nur in derartigen Beobachtungen erfaßt werden. Als nachteilig müssen allerdings die ständig wechselnden äußeren Bedingungen und die Unmöglichkeit einer Einflußnahme auf störende Faktoren hervorgehoben werden, die dazu führen, daß statistische Vergleichsberechnungen nur an einem sehr großen Tierkollektiv sinnvoll werden. Wir haben es daher vorgezogen, an wenigen Individuen Verhaltensänderungen im Verlauf von Intoxikationen zu beobachten und mit dem Verhalten unmittelbar vor der Medikamentengabe zu vergleichen. Auch hierbei erschwert die Zufälligkeit des Auftretens vieler Verhaltensweisen im freien Verhalten eine genaue Quantifizierung sehr.

Verschiedene Formen des Sozialverhaltens, der Körperpflege und der Brutpflege konnten dank der Unterstützung durch das Institut für Vogelforschung "Vogelwarte Helgoland" in Wilhelmshaven an freilebenden Silbermöwen (Larus a.

argentatus Pontopp) in einer großen Brutkolonie auf der Insel Mellum - Seevogelschutzgebiet des Mellumrates - untersucht werden. Hierbei wurde aus einem soliden Fotozelt inmitten der Kolonie das Verhalten einzelner Tiere vor und nach der Einnahme eines mit Pharmaka präparierten Fisch- oder Muschelköders, der auf das Nest gelegt worden war, beobachtet. Das Verhalten wurde nach Eintreten der Wirkung mehrere Stunden lang protokolliert und die wichtigsten Ereignisse gefilmt. Bei insgesamt vier Besuchen in den vergangenen Jahren von jeweils 1o-14 Tagen Dauer wurden gegen Ende der Brutperiode, Ende Mai bis Mitte Juni, während insgesamt über 275 Stunden, ca 6o Möwen beobachtet. Andere soziale Verhaltensweisen, vor allem das Kontaktsitzen, wurden an australischen Zebrafinken (Taeniopygia guttata castanotis Gould), die in einem kleinen Schwarm von 6-9 Paaren in einer Volière von 16o x 8o x 14o cm lebten und sich hier regelmäßig fortpflanzten, in 116 Beobachtungsstunden untersucht. Zusätzlich haben wir diese Verhaltensweisen auch unter kontrollierten Bedingungen während insgesamt 198 Stunden an 4 isoliert gehaltenen Zebrafinkenmännchen mit Hilfe von Attrappen überprüft.

Versuche über das Erkundungsverhalten und das Übersprungputzen von weiblichen Wistar-Ratten sowie über die Beutefanghandlungen von unversehrten, freibeweglichen Katzen, wurden in einem 58o x 18o cm großen Raum auf einer durch ein 6o cm hohes Brett abgeteilten Fläche von 35o x 18o cm durchgeführt und größtenteils zur späteren genauen Auswertung auf Magnetband aufgezeichnet. Zur

Auslösung von Beutefanghandlungen der Katze durch die elektrische Hirnreizung stand ein Grass-Stimulator S 88 mit Reizisolierungseinheit zur Verfügung. Die Tiere befanden sich hierbei in einem 75 x 85 x 8o cm großen geschlossenen, mit einem Einwegfenster versehenen Ableitekäfig oder in einem 8o x 8o x 8o cm großen Glaskäfig.

## III. Experimentelle Möglichkeiten des Eingreifens in den Ablauf instinktiven Verhaltens

### A Aufbau des Instinktverhaltens

Der Begriff "Verhalten" wird von vielen Disziplinen verwendet, um die Reaktion von Stoffen oder Organismen auf äußere Bedingungen zu beschreiben. Es ist daher angezeigt, eine kurze Darstellung dieses Begriffs zu geben, wie er heute in der Ethologie oder vergleichenden Verhaltensforschung verstanden und auch im Folgenden angewendet wird.

Aktive Reaktionen auf Umweltveränderungen, die darauf ausgerichtet sind, den ursprünglichen Zustand beizubehalten oder wiederherzustellen, sind nur der lebenden Materie eigen und meist auch von vitaler oder arterhaltender Bedeutung. Im Laufe der Entwicklung der lebenden Organismen haben sich diese Antworten aus einfachsten Schutzmechanismen,

wie z.B. dem Öffnen und Schließen von Spaltöffnungen am Blatt einer Pflanze oder von einfachen Wisch-, Kratz- oder Fluchtbewegungen der Tiere, zu den kompliziertesten Bewegungsabläufen weiterentwickelt, wie wir sie bei vielen Formen des Nahrungserwerbs oder etwa bei der Balz zahlreicher Vögel und Säugetiere beobachten können. Diese Evolution der Verhaltensweisen war natürlich nur möglich bei einer gleichzeitigen Weiterentwicklung der perzipierenden und ausführenden Organe sowie des sich mehr und mehr zentralisierenden Nervensystems, sodaß diese in einer auffallenden Wechselbeziehung zueinander stehen und sich gegenseitig in engster Weise beeinflussen. Durch die Ergebnisse der Paläontologie und der vergleichenden Morphologie ist zwar nur die Entwicklungsgeschichte der Organe bis zu den Wurzeln der Stammbäume zu verfolgen, wir können aber in analoger Weise zur Morphologie aus dem Vergleich des Verhaltens von höher entwickelten Tierformen mit den primitiveren Vertretern der gleichen Tierklassen leicht Parallelen zu den Gesetzmäßigkeiten der morphologischen Entwicklung finden (W. Wickler, 197o).

Jedem Fortschritt in der Fähigkeit, auf Anderungen der Umwelteinflüsse zu reagieren, kommt eine große selektive Bedeutung zu. Er erfordert aber gleichzeitig auch eine Steigerung der Leistungsfähigkeit der sensorischen und motorischen Systeme. Vor allem stellt die Ausbildung zentraler Schaltstellen, an denen ankommende Informationen von verschiedenen Sinnesgebieten zusammengefaßt, verarbeitet und auf ein bestimmtes Erfolgsorgan gelenkt werden, einen

entscheidenden Schritt zur Entstehung zahlreicher, aus vielen Einzelbewegungen bestehender Verhaltensweisen dar. Die zunehmende Spezialisierung dieser Schaltzentren ermöglicht nicht nur die Speicherung einer steigenden Zahl von Verhaltensmustern, die durch das Eintreffen spezifischer Signale aktiviert werden, sondern sie erlaubt gleichzeitig eine Kontrolle über das Verhalten. Mit fortschreitender Zerebralisation in der stammesgeschichtlichen Entwicklung werden immer wieder neue, übergeordnete Integrationsebenen geschaffen, die durch ihre funktionellen Verflechtungen eine Konvergenz der verschiedenen sensorischen Systeme auf die motorischen Reaktionen herbeiführen. W. Riss (1968 a,b) hat sechs Ebenen der senso-motorischen Integration beschrieben: die spinale Reflexebene, die Retikular-, Zerebellar- und Mittelhirnebene, die Stufe des limbischen Systems und die neothalamisch-neokortikale Ebene. Bei Tieren mit gut entwickeltem Neocortex können auf diese Weise Gedächtnisinhalte gebildet werden, die das gesamte System den individuellen Erfahrungen entsprechend, beeinflussen. Auf diese Weise werden auch in angeborenen Verhaltensschemata individuelle Unterschiede und Eigenarten möglich.

Wir können aber die komplexeren angeborenen Verhaltensweisen, die gemeinhin als Instinktverhalten bezeichnet werden, nicht allein als reflektorische Antworten auf Umweltreize ansehen, auch nicht mit der Einschränkung einer gewissen willkürlichen Beeinflussung der Reflexe, ohne die Spontaneität vieler dieser Bewegungsfolgen zu

berücksichtigen. Daß Verhaltensweisen ohne äußerlich zwingenden Anlaß durch rein endogene Einflüsse ablaufen, zumindest aber angeregt werden, ist heute nach den lange andauernden Auseinandersetzungen zwischen Mechanisten und Vitalisten bewiesen und durch zahlreiche Beispiele belegt.

Die Ethologie erkennt die Bedeutung sowohl äußerer als innerer Faktoren für die Kontrolle des Verhaltens und unterscheidet Verhaltensweisen, bei denen die endogene Kontrolle überwiegt, wie z.B. beim zirkadianen Aktivitätsrhythmus, und solchen, die vorwiegend durch Einflüsse aus der Umgebung aktiviert werden, wie Flucht- und Schutzbewegungen. Bei den meisten komplexen Instinkthandlungen sind endogene und exogene Faktoren beteiligt (P.R. Marler und W.J. Hamilton III, 1966). In der Regel werden komplexe Verhaltensweisen wie Nahrungsaufnahme, Paarung usw. in ihrer einleitenden Phase, dem sogenannten Such- oder Appetenzverhalten, durch endogene Einflüsse angeregt, während die eigentliche Endhandlung durch einen spezifischen exogenen Reiz, einen Signal- oder Schlüsselreiz (N. Tinbergen, 1951), ausgelöst wird.

Einen entscheidenden Hinweis auf die Bedeutung endogener Faktoren für die Kontrolle angeborenen Verhaltens gab 1918 W. Craig, der auch den Begriff "Appetenzverhalten" geprägt hat. Ihm gelang erstmals der Nachweis, daß Instinktverhalten umso leichter von äußeren Reizen ausgelöst werden kann, je länger die betreffenden Handlungen zuvor nicht mehr abgelaufen waren. Craig konnte zeigen,

daß männliche Lachtauben mit steigender Isolierungsdauer zunehmend unnatürlichere Attrappen anbalzten und folgerte daraus, daß die Schwelle der Schlüsselreize oder der angeborenen auslösenden Mechanismen (AAM) nach längerer Pause sinkt. Andererseits werden häufiger nacheinander aktivierte Verhaltensweisen allmählich schwerer auslösbar, d.h. sie sind erschöpfbar.

Konrad Lorenz und seine Schüler haben an zahlreichen Beispielen gezeigt, daß Instinktverhalten auch in unnatürlichen Situationen in der Gefangenschaft abläuft, in denen es für das betreffende Tier weder notwendig noch sinnvoll oder überhaupt in der Zielsetzung erfolgreich ist, wie z.B. bei einem Fuchs, der auf dem betonierten Käfigboden sämtliche Grab- und Scharrbewegungen ausführt, um ein Stück Fleisch als Vorrat zu "vergraben". Derartig deplaziert ablaufende Instinkthandlungen sind aber nur möglich, wenn sie ein starker innerer Antrieb aktiviert. Darüberhinaus scheinen diese Antriebe stärker zu sein als es für die Erfüllung der unmittelbaren Bedürfnisse jeweils notwendig ist (K. Lorenz, 1963). Die eigentliche Endhandlung wird durch angeborene auslösende Mechanismen (Auslöser) aktiviert und verläuft weitgehend starr nach erblich festgelegtem Muster (Erbkoordination). Sie ist für die einzelnen Tierarten stets typisch und weitgehend unveränderlich und kann daher, wie die körperlichen Merkmale, zur Artdiagnose herangezogen werden.

Die der Endhandlung vorausgehende, meist orientierend-lokomotorische Suchphase, das Appetenzverhalten, ist

dagegen in hohem Maße plastisch. In dieser Phase des angeborenen Verhaltens kann das Tier seine eigenen, auf die Umwelt bezogenen Erfahrungen sammeln und anwenden und gelangt damit mit einer größeren Aussicht auf Erfolg in die gesuchte Situation, die zur Auslösung der Endhandlung (Beutemachen, Paarung, Nestbau usw.) führt.

Die aus der Natur bekannten angeborenen Verhaltensweisen sind außerordentlich zahlreich und erreichen vor allem bei den höheren Tierarten eine Vielfalt, die den Artenreichtum noch übertrifft. K. Lorenz unterscheidet hinsichtlich ihrer Motivation vier große Bereiche angeborenen Verhaltens: Hunger, Liebe, Flucht und Aggression. Diesen gemeinhin als "Triebe" bezeichneten komplexen Verhaltensweisen ordnet er die "kleinen Diener" unter, vorwiegend die einzelnen selbständigen Verhaltenselemente, wie Lokomotion, Greifen, Kratzen, Spreizen, Vokalisation usw.

Die Gliederung des Instinktverhaltens in die endogene Bereitschaft, das Appetenzverhalten, die Auslösung und den Ablauf der Endhandlung, stellt zugleich die einzelnen Stufen dar, auf denen das Verhalten beeinflußt werden kann.

## 1. Appetenzverhalten

Die Unterscheidung des plastischen Appetenzverhaltens von der durch spezifische Schlüsselreizen ausgelösten unveränderlichen "formstarren Bewegung" oder "Erbkoordination" (I.Eibl-Eibelfeldt, 1967), als Element des tierischen Verhaltens, erklärt das Nebeneinander von

variablen und nicht veränderbaren Verhaltensweisen. Diese Trennung sollte daher bei allen Verhaltensexperimenten genau beachtet werden, insbesondere dann, wenn daraus Aussagen über "das" Verhalten getroffen werden. In vielen Experimenten, die vom Tier das Erlernen und Behalten einer bestimmten Reizsituation fordern, wird lediglich das Appetenzverhalten geprüft, dessen Aufgabe es ist, eine Endhandlung zu ermöglichen. Da dieses Ziel nach mehreren Versuchen immer schneller und sicherer erreicht wird, ist zu folgern, daß das Appetenzverhalten durch Lernen und Gedächtnisbildung stark beeinflußt wird und daß jede experimentell herbeigeführte Veränderung dieses Verhaltens in erster Linie auf Änderungen des Gedächtnis beruht. Die Endhandlung selbst - das Verzehren einer Belohnung oder das Ruhen, Schlafen, Nestbauen, Brutpflegen usw., nach dem Entkommen aus einer Versuchsanordnung - wird dagegen aber kaum beeinflußt. Da das Appetenzverhalten in erster Linie umweltoffen ist und die Aufgabe erfüllt, die Reaktionen sinnvoll den wechselnden äußeren Situationen anzupassen, bedeutet jede Änderung der Umwelt zugleich eine Einflußnahme auf das Appetenzverhalten, sofern die Umweltänderung überhaupt wahrgenommen wird und für die Zielsetzung der Appetenz von Bedeutung ist.

## 2. Auslösemechanismen

Die Auswirkungen von Veränderungen der "Schlüsselreize" oder "angeborenen auslösenden Mechanismen" können u.a. durch Attrappen und deren Abwandlungen untersucht

werden. Neben der Bedeutung einzelner Merkmale dieser Reize geben die Versuche mit Attrappen vor allem Einblick in die Reizschwellenverlagerungen. Schon der gleiche, natürliche Reiz führt, selbst wenn er unter den gleichen äußeren Bedingungen mehrmals angeboten wird, durchaus nicht zwangsläufig jedesmal zu einer Reaktion. Vielmehr tritt oft schon nach wenigen Wiederholungen eine Ermüdung ein, und es gelingt erst nach einer längeren Pause wieder, eine Antwort auszulösen. Neben dieser, durch endogene Faktoren bedingten Ermüdung, üben auch andere, gleichzeitig einwirkende Reize einen großen Einfluß darauf aus, ob das Tier auf den angebotenen oder einen anderen, von uns zuweilen gar nicht wahrgenommenen Reiz (Geruch, Ultraschall, Vibration usw.) reagiert. In der Regel werden Reize, die eine Gefahr signalisieren, in jeder Reizsituation stets die Oberhand erhalten und das entsprechende Verhalten - Flucht, Sichducken, Bewegungslosigkeit usw, - auslösen. Andererseits ist es immer wieder erstaunlich, wie weit eine Attrappe vom natürlichen Vorbild abgewandelt werden kann, um noch eine entsprechende Instinkthandlung auszulösen.

## 3. Reaktionsbereitschaft

Die Bereitschaft, auf einen adaequaten Reiz eine entsprechende Instinkthandlung auszuführen, ist somit weniger von der Qualität des Reizes als vom inneren Zustand des Tieres abhängig. Es ist anzunehmen, daß diese Reaktions-

bereitschaft von einer ganzen Reihe von Faktoren bestimmt wird, deren Wirkungen von verschiedenen Gebieten des Zentralnervensystems ausgehen. Zu den bedeutendsten gehören zweifellos die hypothalamischen Mechanismen, die die körperlichen Bedürfnisse nach Nahrung in der Form von Hunger und Durst regulieren. Auch die hormonell gesteuerten Fortpflanzungszyklen sind hier einzuordnen; sie werden aber gleichzeitig, wie in geringerem Maße auch Hunger und Durst, von einer übergeordneten endogenen Rhythmik beeinflußt, die wiederum auch andere Verhaltensweisen im Laufe des Tages oder der Jahreszeiten (Schlaf-Wachzyklus, Tätigkeiten wie Jagd, Balz, Körperpflege oder Wanderungen, Vorräte Sammeln, Nestbau, Bau von Winterquartieren usw.) kontrolliert.

Körperliches Bedürfnis, wie endogene Rhythmik und deren gegenseitiges Zusammenspiel, lösen durch Einstellung einer bestimmten Grundstimmung das entsprechende Appetenzverhalten aus, das beim Auftreten des gesuchten auslösenden Mechanismus durch die bestehende Reaktionsbereitschaft zur Endhandlung führt. Treffen mit dem Auslöser auch andere, konkurrierende Reize ein, so kann ein Reizfilter, in dem Gedächtnisinhalte mitwirken, darüber bestimmen, wie die ankommenden Reize zu beantworten sind. Ob die angeregte Verhaltensweise ausgeführt wird oder nicht, hängt sodann von der Verrechnung aller jener Informationen ab, die die endogene Reaktionsbereitschaft bestimmen.

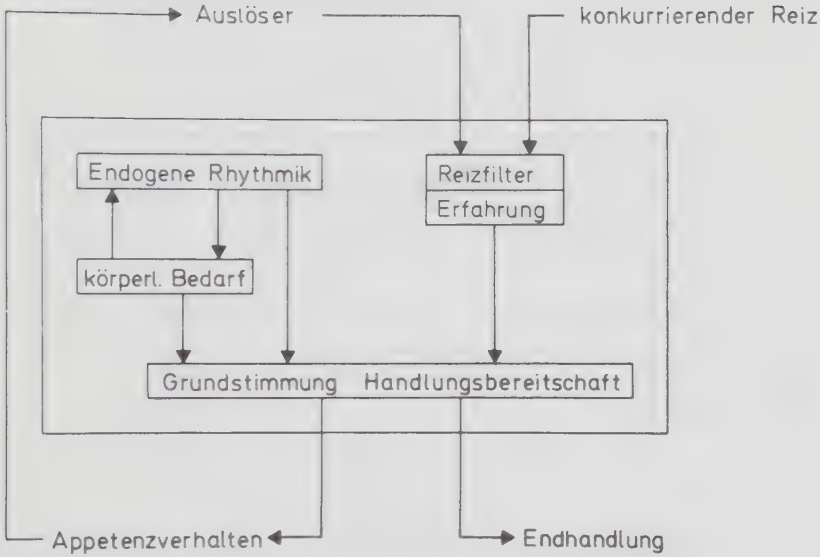


Abb. 1: Kontrolle des Antriebs und der Reaktionsbereitschaft im angeborenen Verhalten.

Die Reaktionsbereitschaft wird somit von einer Reihe eng zusammenarbeitender neuronaler Systeme gesteuert. Sie ist aber gleichzeitig noch genauso wie das Appetenzverhalten und die Endhandlung vom allgemeinen Funktionszustand

des Zentralnervensystems in besonderem Maße abhängig. Einflußnahmen auf diesen endogenen Bereich des Verhaltens sind somit möglich durch die selektive Reizung oder Ausschaltung einzelner Hirnstrukturen oder durch die Gabe von Pharmaka, die entweder vorwiegend global wirken und somit alle Systeme etwa gleichmäßig beeinflussen, wie z.B. die Barbiturate, oder die, wie die sogenannten psychoaktiven Substanzen, ihre Wirkung eher auf bestimmte Systeme richten.

Die wichtigsten Einflüsse, die in die Kontrolle der Reaktionsbereitschaft einbezogen sind, wurden in Abb.1 zusammengestellt.

## B Induktion von Durchgangs-Syndromen

Unter den vielfältigen Möglichkeiten, in Tierversuchen das klinische Bild des Durchgangs-Syndroms hervorzurufen, eignen sich vor allem jene Methoden, die reversibel und reproduzierbar sind und in ihrer Dynamik während des ganzen Versuchsablaufes kontrolliert werden können. Wir haben daher vorwiegend Barbiturate und transistorische Hypoxien herangezogen, um Durchgangs-Syndrome zu verursachen, da hiermit in der Überwachung der Dosis, dem Ausmaß des Sauerstoffmangels, dem Verlauf des Barbituratspiegels im Serum, sowie durch elektrophysiologische Messungen, genügend direkte und indirekte Parameter vorliegen, die mit Veränderungen des Verhaltens in Beziehung zu setzen sind.

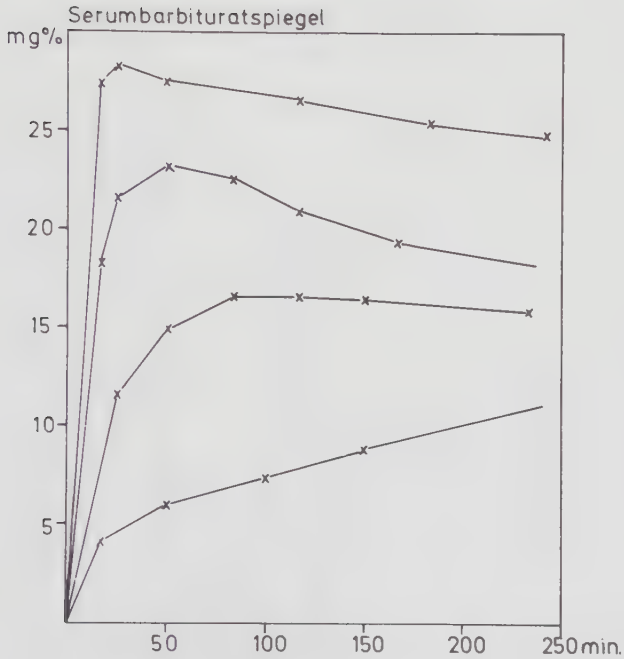


Abb. 2: Typische Verlaufsformen des Barbituratspiegels im Serum von Katzen nach i.p. Gabe von 44o mg Phenobarbital-Na. Ausgewählte und begradigte Kurven aus: H. Brilmayer, H. Bayer, H.H. Wieck und M.Blösch, (1966: Abb.1).

## 1. Barbituratintoxikation

Als Anhalt für die Schwere der Intoxikation wird vielfach allein die applizierte Barbituratmenge angegeben. Da hierbei aber unbekannt bleibt, mit welcher Geschwindigkeit die Barbituratdosis resorbiert wird und wie schnell und wie stark der Barbituratspiegel im Blutserum und im Gewebe ansteigt und wieder abfällt, soll zunächst die Bedeutung

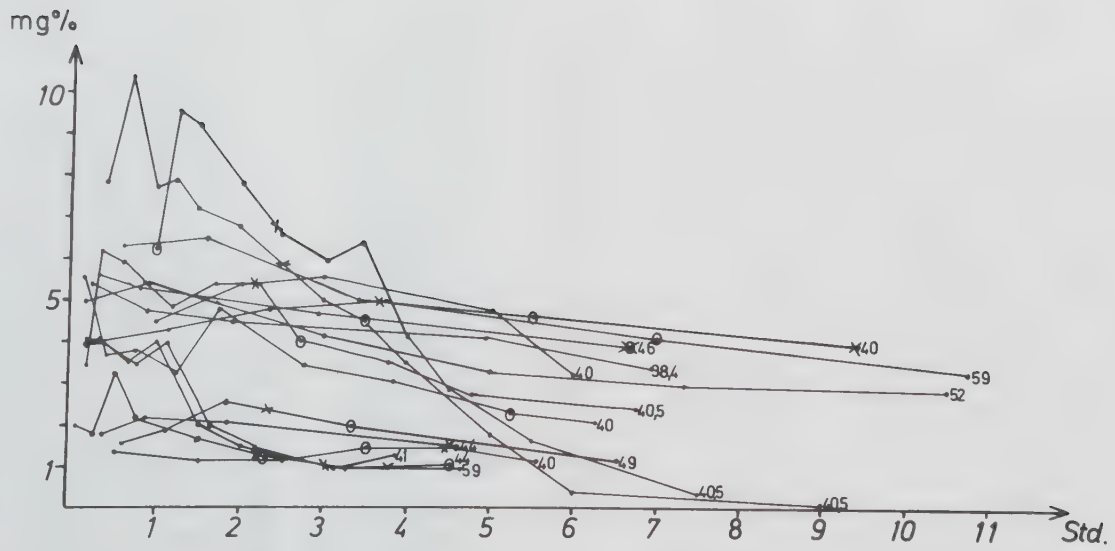


Abb. 3: Verlaufsformen des Barbituratspiegels von Katzen nach narkotischen Dosen von Pentobarbital-Na

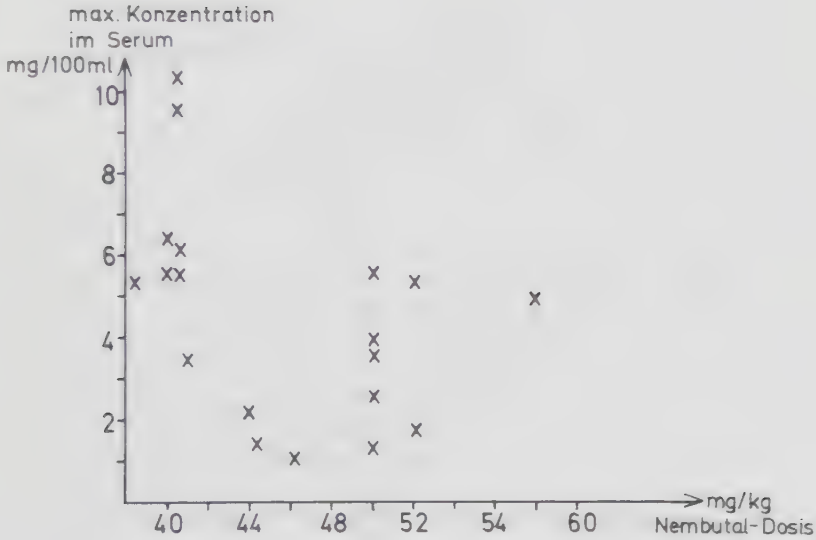


Abb. 4: Zusammenhang zwischen maximaler Pentobarbitalkonzentration im Blutserum der Katze und der Dosis (mg/kg) bei intra peritonealer Gabe.

dieser Fragen untersucht werden.

a) Dosis und Konzentration im Blutserum:

Bei Katzen, die sehr hohe (Phenobarbital) und mittlere, narkotische (Pentobarbital) Dosen intraperitoneal erhalten haben, steigt die Barbituratkonzentration im Serum mit sehr unterschiedlicher Geschwindigkeit an (Abb. 2, 3).

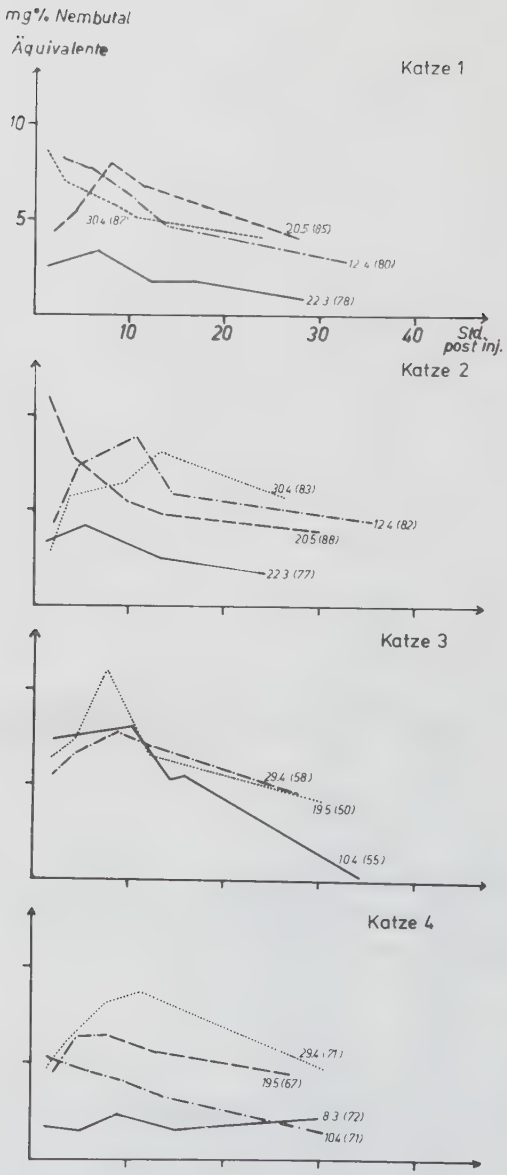


Abb. 5: Verläufe der Barbituratkonzentration im Serum von vier Katzen bei wiederholten Pentobarbitalgaben. Neben dem Versuchsdatum in Klammern die injizierte Barbituratmenge in mg. (Aus: D. Schug, 1972)

Auch die Höhe der erreichten Gipfelwerte ist sehr verschieden und steht mit der pro Kilogramm Körpergewicht errechneten Dosis nicht in direkter Beziehung (Abb. 4,5), wie wir in mehreren Untersuchungen aus unserem Labor zeigen konnten (H. Brilmayer, H. Bayer, H.H. Wieck, M. Blösch, 1966; D. Schug, 1972; M. Blösch, im Druck).

Auch bei wiederholten Gaben von Pentobarbital fanden wir bei ein und demselben Tier sehr unterschiedliche Gipfelwerte der Barbituratkonzentration im Serum, obwohl die Injektionstechnik stets die gleiche war (Abb. 5). Es ist daher anzunehmen, daß vorwiegend der Füllungsgrad, die Motilität und Durchblutung des Darmes, die Geschwindigkeit der Resorption und des Barbituratanstiegs in Blut und Gewebe beeinflussen.

b) Verlauf der Konzentrationskurve im Serum:

aa) Phenobarbital-Na (Luminal$^{R}$): Über den Anstieg des Spiegels von Phenobarbital im Serum haben wir bereits an anderer Stelle berichtet (H. Brilmayer, H. Bayer, H.H. Wieck, M. Blösch, 1966). Die Anstiegsgeschwindigkeit der Konzentration des lange wirkenden Phenobarbitals im Blut nach sehr großen Dosen von 44o mg pro Tier wurde in akuten Versuchen an 37 Katzen untersucht. Die Gipfellatenz war, wie die Anstiegsgeschwindigkeit, bei den einzelnen Tieren unterschiedlich und betrug bei 22 Tieren im Mittel 83,4 min (Extremwerte: 12 min und 12o min): in 15 Versuchen stieg der Barbituratspiegel bis zum Ende der Beobachtungszeit von mindestens 9o min bis über 4 Stunden ständig an.(Abb. 2) Der Rückgang der Konzentration im Serum verläuft sehr

langsam, nach 4 Stunden wurden im Mittel noch 15,8 mg/kg gemessen, das entspricht 84% der Konzentration nach 90 min.

bb) Pentobarbital-Na (Nembutal$^{R}$): Nach der intraperitonealen Gabe narkotischer Dosen von 38 bis 59 mg/kg Pentobarbital steigt die Barbituratkonzentration im Blutserum der Katze relativ schnell an. Nach 10 Minuten enthalten die Seren im Mittel bereits 3,4 mg% Barbituratäquivalente, das sind 62,5% des mittleren Gipfelwertes von 5,3 mg%, der nach 70 Minuten erreicht wird. Die Barbituratkonzentration nimmt danach ständig ab und beträgt nach 6 Stunden im Mittel 2,3 mg%, entsprechend 43% des mittleren Gipfelwertes. Auch hier unterscheiden sich Anstieg, Gipfel und Verlauf der Konzentrationskurve bei den einzelnen Tieren beträchtlich: die erreichten Höchstwerte können nicht aus den pro Kilogramm Körpergewicht verabreichten Dosen abgeleitet werden (Abb. 3, 4).

Die unterschiedlichen Anstiegsgeschwindigkeiten und Gipfelwerte bei gleichen Barbituratdosen je Kilogramm Tiergewicht werden nicht nur bei verschiedenen Tieren erreicht, bei denen Alters- und Geschlechtsunterschiede (K. Kuhlmann, M. Oduah und H. Coper, 197o) sowie besondere physiologische Eigenheiten verantwortlich gemacht werden können, sondern auch bei ein und demselben Tier werden bei wiederholten Barbituratgaben trotz gleicher Injektionstechnik ganz erhebliche Unterschiede im Verlauf der Konzentrationskurven im Blutserum gefunden. Abb. 5 zeigt die Verlaufskurven von je 4 Versuchen bei 4 Katzen.

c) Barbituratkonzentration im Serum und neuronale Aktivität

Entscheidend für den Beginn und das Ausmaß der neuronalen Beeinträchtigung bei einer Barbituratintoxikation ist aber nicht die Konzentration im Blutserum, sondern die Geschwindigkeit und das Ausmaß, mit der die Barbitursäure in das Hirngewebe eindringt. Untersuchungen über die Verteilung von radioaktiv markierter Phenobarbitalsäure haben gezeigt, daß $^{14}C$-Phenobarbital sich innerhalb 1/2 bis 6 Stunden in allen Hirnregionen der Katze gleichmäßig verteilt, nachdem anfangs die weiße Substanz infolge ihres Myelinschutzes etwas weniger stark befallen wird als die graue Substanz (N.S. Domek, C.F. Barlow, G.D. Roth, 1960). Nach K. Bernhard, J.D. Goetschel und H. Wagner (1961) erreicht die Phenobarbitalanreicherung im Zentralnervensystem der Ratte nach 1 Stunde ein Maximum und sinkt nach 2-3 Stunden bereits merklich ab, ebenso wie die Konzentration in Blut und Leber. Phenobarbital wird im Gehirn, vor allem im Nachhirn, relativ lange zurückgehalten: so wurde nach 24 Stunden im Gesamthirn noch 50 gamma, das sind 50 % des Wertes von 1 Stunde, gemessen.

Die vom Ausmaß der Intoxikation abhängigen schweren funktionellen Beeiträchtigungen können anhand des klinischen Bildes und der erreichten Narkosestufen ungefähr abgeschätzt werden. Wesentlich genauer sind aber die Beobachtungen von Amplitudenänderungen evozierter Hirnpotentiale oder EEG-Änderungen, insbesondere das Verhalten von barbituratinduzierten EEG-Spindeln, sowie das Ausmaß der barbiturat-

bedingten Atemdepression.

aa) Klinisches Bild und Barbituratspiegel: Die narkotische Wirkung von Pentobarbital setzt bei der Katze relativ schnell ein. In 15 Versuchen wurde im Mittel bereits 7 Minuten (Extremwerte 4 und 9 Minuten) nach der intraperitonealen Injektion von 40 mg/kg Nembutal ein reflexloses Stadium erreicht, aus dem nach etwa einer Stunde in zeitlicher Reihenfolge die folgenden, auffallenden und leicht zu prüfenden Reaktionen wieder auftraten: 1. Cornealreflex, 2. Ohrhaarreflex, 3. Schmerzreaktion, 4. Lecken der Lippen und Nase, 5. Zittern, 6. BNS-ähnliche Krämpfe, 7. Anheben des Kopfes, 8. erste Versuche sich Aufzurichten, 9. Verfolgen bewegter Objekte mit den Augen, 10. Reflex nach Preyer (Ohrmuschelreflex) (Abb. 6). Cornealreflex, Ohrhaarreflex und Schmerzreaktion treten stets als erste Reaktionen in der 2. bis 5. Stunde post injectionem wieder auf. Es folgen Lecken und Körperzittern in der 3. bis zur 6. Stunde,während umweltbezogene Orientierungsreaktionen, wie Kopfanheben, Aufrichten, Fixieren bewegter Objekte, Ohrmuschelreflex, in der 6. bis 7. Stunde nach der Barbituratgabe wieder zu beobachten sind. Die Barbituratkonzentrationen im Serum sind beim Wiederauftreten der einzelnen Symptome bei den verschiedenen Tieren und in aufeinanderfolgenden Versuchen bei den gleichen Tieren sehr unterschiedlich, sie können daher keinesfalls das Auftreten der einzelnen Symptome durch bestimmte Werte markieren. (Abb. 7, 8. 9)

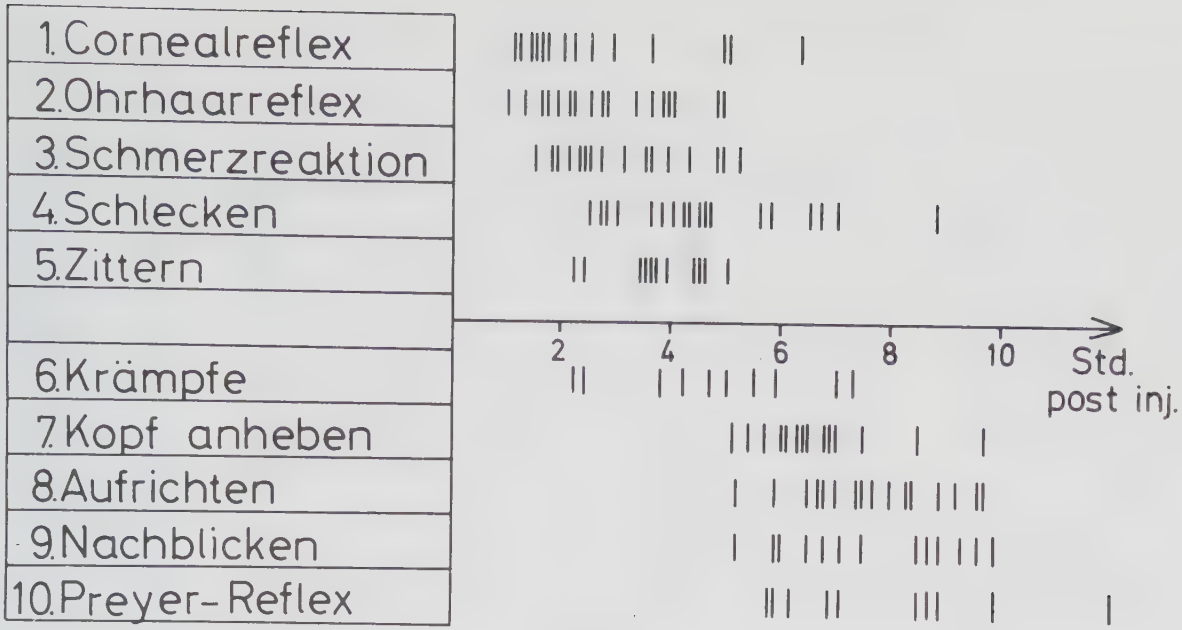


Abb. 6: Zeitliche Wiederkehr einzelner Symptome nach Pentobarbitalnarkosen in 16 Versuchen mit 4 Katzen. (Aus: D. Schug, 1972)

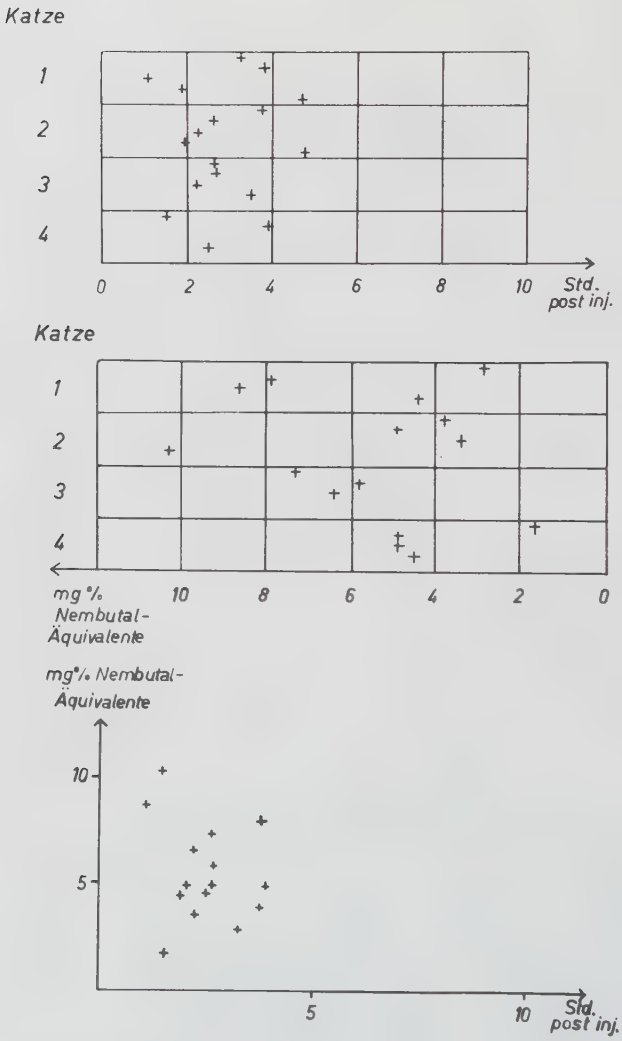


Abb. 7: Wiederauftreten des Ohrhaarreflexes der Katze, bezogen auf

a) die Zeit post injectionem

b) die Pentobarbitalkonzentration im Blutserum

c) den zur Zeit des Wiederauftretens gemessenen Barbituratspiegel. (Aus: D. Schug, 1972)

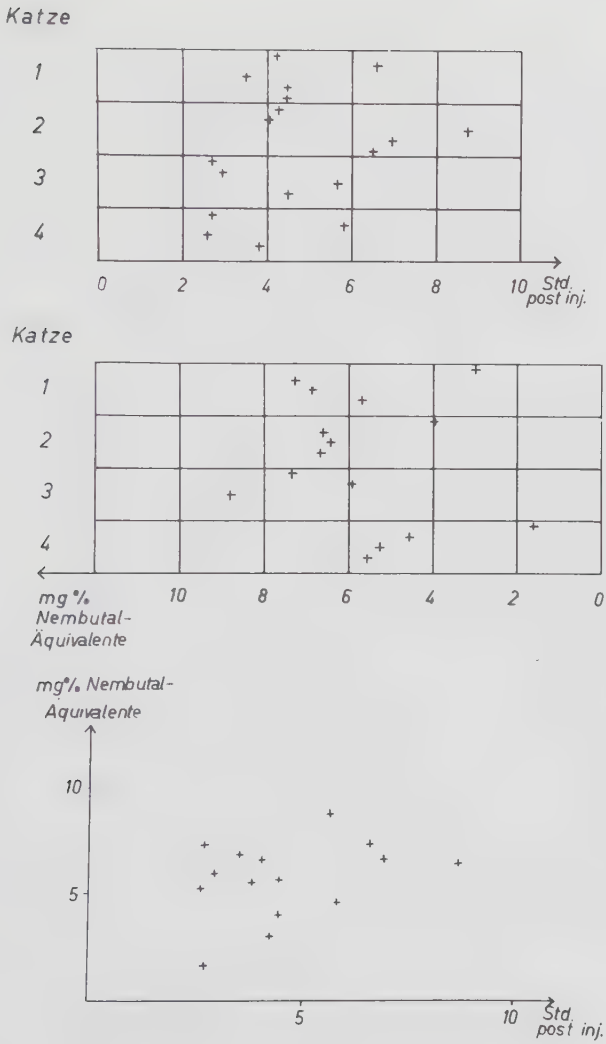


Abb. 8: Wiederauftreten des Leckens nach Lippen und Nase bei der Katze, bezogen auf
a) die Zeit post injectionem
b) die Pentobarbitalkonzentration im Serum
c) den zur Zeit des Wiederauftretens gemessenen Barbituratspiegel. (Aus: D. Schug, 1972)

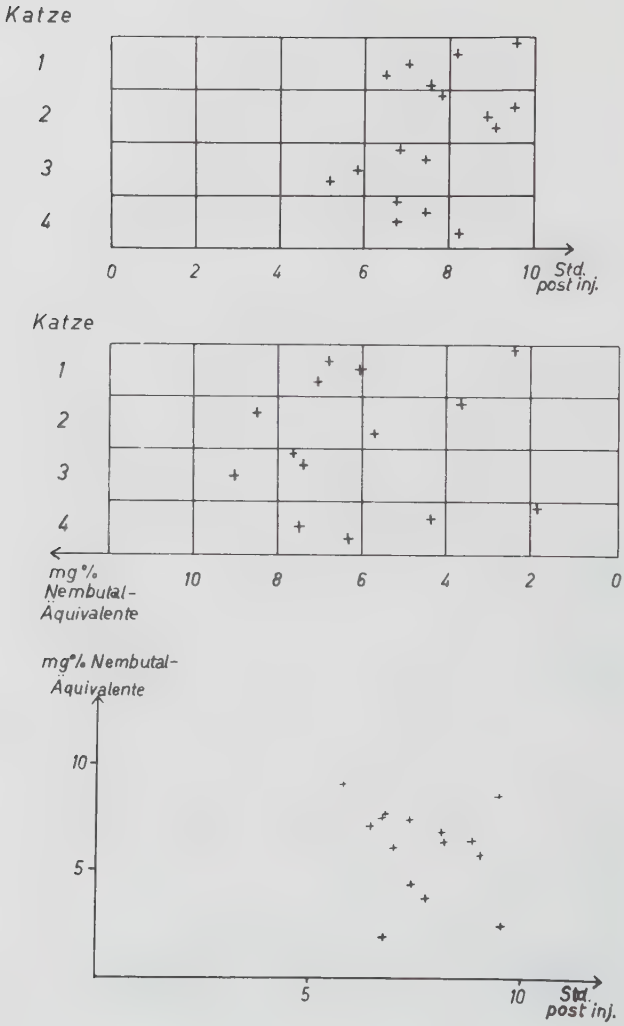


Abb. 9: Erste Aufrichtversuche der Katze, bezogen auf
a) die Zeit post injectionem
b) die Pentobarbitalkonzentration im Serum
c) den zur Zeit des Wiederauftretens gemessenen Barbituratspiegel (Aus: D. Schug, 1972)

Da die Blutentnahmen in diesen Versuchen nicht in regelmäßigen Zeitabständen, sondern jeweils beim Auftreten bestimmter Symptome erfolgten, kann der Verlauf der Barbituratkurve im Serum hierbei nicht genau wiedergegeben werden. In einer parallel durchgeführten Untersuchung wurden die höchsten Barbituratkonzentrationen 70 Minuten post injectionem gemessen, also lange bevor die ersten Reaktionen nach dem vorausgegangenen reflexlosen Zustand wieder auszulösen waren. In diesen Versuchen wurden die ersten spontanen motorischen Reaktionen in der 3. und 4. Stunde bei einem bereits deutlich erniedrigten Barbituratspiegel beobachtet (Abb. 4). In den akuten Versuchen sinkt die Barbituratkonzentration im Serum offenbar etwas schneller ab, wahrscheinlich durch die auswaschende Wirkung der häufigeren Blutentnahmen, wobei innerhalb von 6 Stunden in der Regel 8 bis 10 mal ca 5 ml Blut entnommen und jeweils durch Markrodex ersetzt wurde.

bb) Elektrographische Meßgrößen und Barbituratspiegel: Mit zunehmender Barbituratintoxikation ändern sich eine Reihe von elektroencephalographischen Meßgrößen - evozierte Potentiale und EEG-Spindeln.

Bei elektrischer Reizung der Oberfläche des zerebralen Kortex (Gyrus postcruciatus) entsteht in unmittelbarer Nähe des Reizortes eine epikortikale Negativität, die nach H.H. Wieck (1964) auf Grund der kurzen Latenz von etwa o,4 msec und der geringen Entfernung vom Reizort (o,2 mm) ein reines Dendritenpotential darstellt. Diese Negativität zeigt unter der Einwirkung von Phenobarbital

ein unterschiedliches Verhalten: bei 12 Tieren blieb diese negative Komponente konstant, obwohl die Spindelaktivität deutlich zunahm, bei 7 Tieren bildete sich dieses Potential langsam zurück, meist parallel zum Anstieg des Barbituratspiegels im Serum.

Bei einer reizfernen epikortikalen Ableitung (2 mm) kommt es zu einer polyneuronalen Antwort, die sich in der Regel aus mehreren Komponenten zusammensetzt. Zwischen der 5. bis 10. msec zeigt sich eine Folgepositivität, die von Spitzenpotentialen überlagert wird und wahrscheinlich axonale Aktivitäten widerspiegelt. Es folgen nach 1o bis 15 msec eine primäre und anschließend eine sekundäre Folgenegativität. Die frühen Komponenten dieses Potentials bleiben während der Barbituratintoxikation ziemlich konstant, während die Folgenegativitäten oft schon frühzeitig abgebaut werden.

Es muß hier aber darauf hingewiesen werden, daß diese Potentiale, die oft nur durch stark überschwellige Reize ausgelöst worden sind, in einem relativ weiten physiologischen Bereich über lange Zeit konstant bleiben und z.B. in Hypoxien die polyneuronalen und vor allem die spontanen Aktivitäten, wie EEG und Spindelbereitschaft, überdauern (H.H. Wieck 1964, 1965). Andererseits werden diese direkten evozierten Antworten aber von oftmals nicht beachteten, vorübergehenden regionalen Durchblutungsschwankungen, sowie durch größere Abweichungen des $pO_2$, $pCO_2$, und der $O_2$-Sättigung des arteriellen Blutes, die als sekundäre Wirkungen der Barbituratvergiftung

auftreten können, dauernd oder vorübergehend verändert (Blösch 1969, 1971).

Als empfindliche Indikatoren der Barbituratwirkung erweisen sich dagegen vor allem die durch indirekte Reizung ausgelösten polyneuronalen Reizantworten, aus dem EEG gemittelte Potentiale, sowie die unter der Barbituratwirkung bei reduzierter Grundfrequenz gruppiert auftretende neuronale Entladungstätigkeit in Cortex, Thalamus, Hirnstamm und Cerebellum (A. Herz und J. Fuster 1964, R. Schmidt und C.D. Creutzfeldt 1968; G. Gogolak 1970), woraus sich die barbituratbedingten Spindelgruppen im EEG aufbauen.(P. Andersen, S.A. Andersson und T. Lømo 1967 a, b). H.H. Wieck, A. Weis und H. Brilmayer (1966) fanden einen Rückgang der durch elektrische Reizung im Nucleus caudatus epicortical ausgelösten Spindelaktivität in Abhängigkeit von der Schwere der Intoxikation, während die spontane, barbituratbedingte Spindelbereitschaft mit steigender Barbituratkonzentration im Serum linear zunahm. Nach einer Untersuchung von J. Myslivecek, J. Hausmannová und Z. Chaloupka (1972) zeigen die Komponenten, der aus dem EEG gemittelten Antworten auf akustische und visuelle Reize, nach der i.v. Injektion von 50 mg/kg Pentobarbital bei der Ratte, deutlich größere Veränderungen der Latenzen und Amplituden als nach 30 mg/kg.

cc) Aktivität des Atemzentrums und Barbituratspiegel: Die Untersuchung der Aktivität des Atemzentrums während einer Barbituratvergiftung mit Hilfe der Blutgasanalyse nach der Astrup-Methode, gibt uns die Möglichkeit, die Auswirkung

verschieden hoher Barbituratkonzentrationen im Blut auf ein neuronales System am weitgehend intakten Tier zu studieren. Da hierbei nur die Freilegung und Unterbindung einer Arterie (A. femoralis, in einigen Fällen A. carotis communis) erforderlich ist, sind die schweren traumatischen Schädigungen, wie sie bei Ableitungen von der Hirnrinde unvermeidlich sind, ausgeschlossen. Nach der Barbituratgabe erhöht sich der Partialdruck von $CO_2$ im arteriellen Blut der Katze allmählich, mit einer Verzögerung von 10 bis 15 min auf den Beginn des Anstiegs der Barbituratkonzentration im Blut, von anfangs 26 bis 31 mmHg (Normalwert), auf einen mittleren Gipfel von 47 (36 bis 77) mmHg, der im Mittel nach 92 (35 bis 200) min mit einer Verzögerung von 32 min auf den Barbituratgipfel im Serum erreicht wird. Danach sinkt der $pCO_2$ allmählich ab und erreicht nach 3 bis 3 1/2 Stunden wieder die normale Größe, unabhängig von der Höhe des Barbituratspiegels im Blut zu diesem Zeitpunkt.

Diese Verzögerung stimmt mit den beobachteten Zeitverzögerungen, bei der Betrachtung klinischer und elektrographischer Parameter überein, und entspricht der Zeit, die für den Übertritt der Barbitursäure vom Blut in das Gewebe benötigt wird.

Da in allen angeführten Versuchen die barbituratbedingten Störungen bei den einzelnen Tieren einheitlich bei recht unterschiedlichen Konzentrationen im Serum auftreten und sich wieder zurückbilden, ist eine Abhängigkeit der neuronalen Beeinträchtigung von der Barbiturat-

konzentration nur im Einzelverlauf einer Intoxikation nachzuweisen, während die absolute Höhe des Serumspiegels im interindividuellen Vergleich - und wie gezeigt werden konnte auch im intraindividuellen Vergleich - keine große Aussagekraft hat. Vielmehr scheint die Anflut- und Resorptionsgeschwindigkeit für die Schwere der Intoxikation von größerer Bedeutung zu sein, da die Störung vielfach einen zeitabhängigen Verlauf aufweist und sich wieder allmählich zurückbildet, auch wenn der Serumspiegel noch hoch bleibt oder durch weitere Injektionen hoch gehalten wird.

Es ist daher statthaft, und bei Verhaltensversuchen von Vorteil, bei der Beurteilung der Schwere der Intoxikation die Dauer des Barbituratschlafes und das klinische Zustandsbild heranzuziehen.

## 2. Sauerstoffmangel

Kurzfristige Hypoxien wurden zur Induktion von Durchgangs-Syndromen nur in wenigen Fällen herangezogen. Es existiert eine große Literatur über die Auswirkungen von Sauerstoffmangel auf elektrographische Meßgrößen, auf die hier aber nicht näher eingegangen werden kann. Die Beeinträchtigung der Amplituden von evozierten Potentialen entspricht den Verhältnissen bei der Barbituratintoxikation in der Weise, daß ebenfalls die polyneuralen, indirekt ausgelösten Reizantworten empfindlicher sind und eher abgebaut werden als die direkten, nahe dem Reizort abgeleiteten Antworten (H.H. Wieck, 1964).

Eine Veränderung der Sauerstoffsättigung des arteriellen Blutes führt eher zu einem Hirnödem, sowie zu Veränderungen der elektrographischen Aktivitäten, als die Erhöhung des $CO_2$-Druckes im Blut (M. Blösch, W. Haßler, in Vorbereitung). Hirnödeme, die durch Hypoventilation oder durch Beatmung mit sauerstoffarmer Luft bei der Katze hervorgerufen werden, gehen bei Normalisierung der Beatmung sehr schnell wieder zurück (W. Haßler, 1971). Die Wirkung von Sauerstoffmangel auf das Verhalten kann daher nur im akuten Stadium in einem abgeschlossenen Raum unter sauerstoffarmer Luft untersucht werden.

3. Traumen

In der Klinik sind Durchgangs-Syndrome nach Schädel-Hirntraumen, als Folge von Unfällen oder Hirnoperationen, überaus häufig. In Tierversuchen sind die Voraussetzungen für entsprechende Zustände bei jeder Art von Eingriffen am Gehirn, wie das Setzen von Läsionen in bestimmten Hirngebieten, Implantationen von Elektroden und Kanülen, Veränderungen der Haemodynamik, Stoffwechselstörungen, Infektionen usw., grundsätzlich in großer Mannigfaltigkeit gegeben. In der Regel bleibt ein verändertes Verhalten nach derartigen Traumen nicht verborgen und veranlaßt den Experimentator, nicht sogleich nach den Eingriffen mit Verhaltensversuchen zu beginnen. Es gibt indessen aber bisher keine Hinweise dafür, welche Verhaltenskriterien die endgültige Genesung und Normalisierung des gesamten Verhaltens anzeigen.

## 4. Neurotrope Substanzen

Alle Substanzen mit neurotroper Wirkung, wie u.a. die eigentlichen Psychopharmaka, Alkohol, Betäubungsmittel, können - insbesondere bei Überdosierung - die Funktion des ZNS in seiner Gesamtheit oder in bestimmten Funktionsgebieten in der Weise beeinflussen, daß die Voraussetzungen für die Entstehung von Durchgangs-Syndromen gegeben sind. EEG-Veränderungen, Änderungen von evozierten Potentialen, Beeinflussung des zerebralen Stoffwechsels, Verlangsamung von Reaktionszeiten usw. sind für diese Substanzen häufig beschrieben worden.

In ihrem äußeren Wirkungsbild entsprechen die Neuroleptika, Phenothiazine und Reserpin am besten den Barbituraten, obwohl sich ihre biochemischen Wirkungsweisen gegenüber den Barbituraten, wie auch untereinander deutlich, unterscheiden.

Es wird ein Teil dieser Untersuchung sein, Gemeinsamkeiten und Unterschiede in den Einflüssen einer Anzahl dieser neurotropen Substanzen auf die verschiedenen Verhaltensweisen bei Tieren aufzuzeigen.

# IV. Instinktverhalten in Durchgangs-Syndromen

## A Nahrungsaufnahme

Viele Tierarten müssen, um ihren Hunger zu stillen, eine mehr oder minder lange Phase des Appetenzverhaltens (Umherstreifen, Lauern, Suchen, Graben usw.) durchschreiten, das mit dem Auffinden von Essbarem von der Endhandlung, dem Ergreifen, Aufnehmen, Töten, Zerkleinern usw. der Nahrung abgelöst wird.

### 1. Beutefanghandlung der Hauskatze:

Hochkomplizierte angeborene Bewegungsabläufe finden wir z.B. in der Beutefanghandlung der Katze, die von P. Leyhausen (1973) in allen Einzelheiten untersucht und beschrieben worden ist.

Die wesentlichsten Merkmale des Beuteverhaltens der Katze sind nach P. Leyhausen das "Schleichlaufen", wobei die Katze in geduckter Haltung außerordentlich schnell auf ein Beutetier zuläuft, das sie in einiger Entfernung entdeckt hat. Wenn sie auf 2-3 m herangekommen ist, geht sie flach am Boden liegend in "Lauerstellung". Hierbei sind die Vorderbeine stark angewinkelt, die Vorderpfoten stützen den Körper unmittelbar unter dem Schultergelenk, die Ellenbogen ragen über die Schulterblätter hinaus, die Hinterbeine liegen mit der ganzen Fußsohle auf, der Schwanz ist weit nach hinten gestreckt oder im Bogen an

den Körper angelegt, die Schwanzspitze zuckt leise, der Kopf wird vorgestreckt, die Schnurrhaare sind gespreizt, die Ohren aufgerichtet und nach vorn gestellt. Unmittelbar vor dem Absprung schieben sich die Hinterbeine allmählich weiter zurück, die Fersen heben sich vom Boden ab, die Hinterpfoten beginnen in rhythmischem Wechsel auf und abzuzucken, der Schwanz streckt sich, seine Spitze zuckt immer heftiger. Nun springt die Katze nicht von oben her auf das Opfer los, sondern schießt laufend, oder in mehreren Sätzen ganz flach über den Boden hin. Beim letzten Zustoßen bleiben die Hinterfüße auf dem Boden stehen, um den Vorderkörper mit größerer Kraft auf die Beute zu schnellen und gleichzeitig für den etwa folgenden Kampf eine ausreichende Standfestigkeit zu bewahren. Das Ergreifen kleinerer Beutetiere erfolgt manchmal allein mit dem Gebiß, gewöhnlich wird während des Zubeißens wenigstens eine Pfote flüchtig daraufgesetzt, selten nur schlagen beide Tatzen gleichzeitig in eine Maus, während Vögel häufiger auf diese Weise ergriffen werden. Der Zubiß erfolgt auf zwei verschiedene Arten: bei schnell sich bewegenden oder gefährlich erscheinenden Beutetieren schlägt die Katze dem Opfer schräg von hinten die Tatze in den Rücken und beißt unmittelbar davor zu. Hierbei dringen die Eckzähne bei kleineren Tieren in die Brust-Schulterregion, bei größeren ins Halsmark, bei langhalsigen Tieren, wie Vögeln, in den Halsansatz oder in die Schulter. Oft läßt die Katze die Beute nochmals los und packt erneut zu, wobei der Biß jetzt offenbar optisch

gesteuert und unmittelbar hinter den Kopf gerichtet ist. Die getötete Beute wird zunächst abgelegt, die Katze entfernt sich ein Stück, schnuppert am Boden, macht einige Putzbewegungen, kehrt schließlich zur Beute zurück und trägt sie, in der Regel im Nackengriff mit hocherhobenem Kopf umher. Die Katzen fressen bevorzugt in hockender Stellung und halten dabei das Fleisch zwischen den Innenflächen der Vordertatzen.

Einzelne Elemente des Beuteverhaltens der Katze konnten wir auch im Labor auslösen und an den gleichen Tieren im Normalzustand, sowie im Durchgangs-Syndrom beobachten. Bei einigen Katzen wurde die Fanghandlung durch elektrische Reizung des lateralen Hypothalamus mittels implantierter Nadelelektroden ausgelöst.

a) Spontanes Verhalten gegenüber freibeweglichen Ratten: In einem 58o x 18o cm großen Raum wurde eine Fläche von 35o x 18o cm durch ein 6o cm hohes Brett abgeteilt, in den eine mittelgroße Ratte von ca 15o g Gewicht eingesetzt wurde. Der Raum enthielt zur besseren Aufgliederung einen Pappkarton, hinter der sich die Ratte zeitweilig verbergen konnte. Sämtliche Verhaltensweisen der Katze wurden auf Magnetband aufgezeichnet und hiervon bei mehrmaligem Abspielen ausführliche Protokolle angefertigt.

Vier weibliche und 2 männliche Katzen zeigten in dieser Versuchsanordnung ein sehr unterschiedliches Verhalten. Drei Tiere griffen die Ratte jeweils sofort an, sobald sie diese erblickten, 2 Katzen griffen nur spielerisch

an und töteten die Ratte niemals, eine weitere Katze beachtete die Ratte kaum und war stets nur bestrebt, schnell wieder über die Absperrung zu entkommen. Katzen, die Ratten töteten, zeigten wiederum erhebliche individuelle Unterschiede, die von dem von P. Leyhausen geschilderten Normalverhalten abwichen. Sie führten aber meist die arttypischen Verhaltensweisen des Belauerns, Anschleichens, Anspringens und Ergreifen des Opfers nach dem Töten der Ratte in einer längeren Spielphase aus, in der die einzelnen Elemente des Beutefangverhaltens häufig wiederholt wurden.

Das Verhalten der Katzen gegenüber der Ratte wurde nach dem Erwachen aus einer Nembutalnarkose in verschiedenen Zuständen der Intoxikation von leichten, kaum merkbaren Bewegungsstörungen, bis zu starken ataktischen Gangstörungen untersucht. Die Stärke der körperlichen Störungen entsprach damit den Intoxikationsgraden, die im Dressurversuch erhebliche Leistungsminderungen bewirken. Alle intoxizierten Katzen, die sich in ihren Käfigen zumeist sehr ruhig verhielten, waren im Beobachtungsraum trotz ihrer Gangstörungen recht lebhaft, keine nahm jemals eine Ruhestellung ein. Sofern sie sich nicht mit der Ratte beschäftigten liefen sie umher, rieben sich häufig am Karton und an den Wänden, und schnupperten daran sowie auf dem Boden.

Das Verhalten der Katzen gegenüber der Ratte, unter der Barbituratwirkung, glich völlig ihrem individuellen Verhalten vor der Pentobarbitalgabe. Die Tiere, die im Kontrollversuch Ratten sofort angriffen und töteten, nur

spielerisch angriffen oder nur flüchtig an der Ratte schnupperten, griffen auch in intoxiziertem Zustand sofort an und töteten die Ratte, schlugen und bissen nur spielerisch oder schnupperten ebenfalls nur kurz an der Ratte.

Unterschiedlich zum Verhalten vor der Behandlung fielen lediglich hin und wieder ein weniger konsequentes Zubeißen und etwas langsamere Reaktionen auf.

Hierzu einige Protokollauszüge aus insgesamt 14 Versuchen mit unbehandelten Katzen und 18 Versuchen nach Nembutalgabe:

Katze 3: 28.3. Unbehandelt. Seit Monaten im Käfig gehalten ohne Jagdgelegenheit:

Läuft sofort zur Ratte, steht bewegungslos lauernd neben der Ratte, weicht vor ihr zurück, schnuppert am Boden und an der Ratte, folgt ihr in normaler Gangart. Nach 7 min vorsichtiges Betasten der Ratte, schlägt sodann von hinten nach der Ratte, beißt nach 9 min in die Hals-Brustregion und trägt sie weg, legt sie ab und beißt mehrmals erneut zu. Nach 1 min ist die Ratte tot. Sie wird wieder umhergetragen, abgelegt, die Katze läuft umher, schnuppert am Boden und zeigt noch mehrmals Beißintention in den Rücken der Ratte. Danach folgen während 5o min, mit nur kuzen Unterbrechungen, spielerische Attacken gegen die tote Ratte, beginnend mit vorsichtigem Betasten, Beißintention, Sprüngen von oben her nach Art der Füchse, Belauern mit tief geducktem

Vorderkörper und hochstehendem Hinterkörper; aus dieser Stellung Sprungläufe gegen die Ratte, die aber stets übersprungen wird, anschließend kauernde Lauerstellung, hierbei weicht die Katze häufig einige Schritte rückwärts gehend weiter zurück, um den nötigen Abstand für das Anspringen zu gewinnen. Die Ratte wird danach, vom Kopf her, bis auf den Hinterkörper aufgezehrt.

Später werden Ratten in gleicher Weise, jedoch viel schneller, getötet, und die Spielphase ist kürzer oder unterbleibt.

22.5.: 2o Stunden nach 25 mg/kg Nembutal i.p.
Es sind nur sehr geringe Bewegungsstörungen zu erkennen. Läuft sofort zur Ratte und beißt in Hals-Brustregion, dabei wird die Ratte kurz mit einer Pfote am Rücken festgehalten. Die Ratte wird losgelassen und noch mehrmals gebissen, bis sie tot ist. Die Katze leckt und schnuppert an der Ratte, läuft umher, kehrt immer wieder zurück und spielt mit der Ratte, wobei sie nach ihr schlägt, sie mit den Pfoten bewegt, mit dem Maul ergreift und in die Höhe schleudert.

Katze 4: 15.5. Unbehandelt. Schnuppert kurz an der Ratte, zeigt danach kein Interesse mehr und weicht vor der Ratte bei zufälligen Begegnungen stets zurück.

18.5.: 15 Stunden nach 35 mg/kg Pentobarbital i.p.
Die Katze ist noch stark ataktisch. Sie nähert sich nicht der Ratte und weicht dieser stets aus.

Katze 5: 15.5. Unbehandelt. Versucht zunächst aus dem Beobachtungsraum über die Absperrung zu entkommen, flüchtet vor der Ratte auf eine Kiste, beginnt danach mit der Ratte zu spielen, wobei sie meist von der Kiste, aus einer geduckten Lauerstellung heraus, auf die Ratte herunterspringt, ohne diese zu berühren und läuft danach gleich wieder weg. Schlägt gelegentlich leicht mit der Pfote nach der Ratte, vor allem nach dem Schwanz, den sie auch mit dem Mund zu greifen versucht. Mehrfach Sprungläufe, wobei sie immer knapp über die Ratte hinwegspringt.

22.5.: 2o Stunden nach 35 mg/kg Pentobarbital i.p. Die Katze ist noch stark ataktisch. Sie nähert sich nach 45 sec schwankend der Ratte, beschnuppert und betastet sie, wendet sich ab und nähert sich mehrmals wieder. Nach 12 min versucht sie die Ratte in den Schwanz zu beißen, nach 13 min mehrere leichte Bisse in den Rücken, ohne die Ratte damit festzuhalten oder zu verletzen. Später erfolgen wieder Beißversuche in den Schwanz und Rücken. Nach 25 min Belauern und spielerisches Anspringen sowohl der Ratte als auch eines kleinen Kotballens!

Katze 6: 15.5. Unbehandelt. Die Katze springt immer wieder über die Absperrung aus dem Beobachtungsraum. Direkt vor die Ratte gebracht, erfolgt nur kurzes Schnuppern und gleich wieder Flucht aus dem Raum.

22.5.: 3o Stunden nach 38 mg/kg Pentobarbital i.p. zeigt die Katze nur geringe Gangstörungen. Sie versucht wiederum sofort aus dem Beobachtungsraum zu entkommen, was ihr später mehrfach gelingt. Schnuppert am Boden, reibt sich an der Kiste, schnuppert 1 mal kurz àn der Ratte und zeigt danach kein Interesse mehr.

Katze 7: 15.5. Unbehandelt. Die Katze greift sofort , ohne vorherige Lauerstellung, an, schlägt kurz mit der Pfote und beißt gleich in die Hals-Nackenregion. Sie hält die zappelnde Ratte hierbei mit beiden Vorderbeinen umklammert und liegt dabei auf der Seite. Beißt nach kurzer Zeit nochmals nach, trägt die tote Ratte weg, legt sie kurz ab, trägt sie wieder umher und beginnt dann sofort vom Kopf her zu fressen.

2o.5.: 2o Stunden nach 34 mg/kg Pentobarbital i.p. schwankt die Katze beim Gehen noch deutlich. Sie nähert sich wiederum sofort der Ratte und beißt ohne Vorbereitung zu, wobei die Ratte offenbar sofort getötet wird, legt sie nach 2o sec ab, geht umher. Nach 2 1/2 min mehrmals Zubeißen, Schnuppern und Betasten, nach 3 1/2 min beginnt sie den Kopf zu zerbeißen und zu verzehren.

Zwei weitere Ratten, die nacheinander eingebracht werden, ergreift und tötet sie ebenfalls sofort.

b) Durch elektrische Hirnreizung ausgelöste Beutefanghandlungen:

Bei drei Katzen, die spontan Ratten nicht angriffen, wurde diese Verhaltensweise durch die elektrische Reizung des lateralen Hypothalamus ausgelöst. Die Reizung erfolgte mittels implantierter Nadelelektroden im lateralen Hypothalamus (Koordinaten nach Reinoso-Suarez: +12, 3, 8) mit monophasischen Rechteckimpulsen aus dem Grass Reizgerät S 88 von o,2 msec Dauer, einer Frequenz von 5o Hz und einer Stärke von 2,o bis 5,5 Volt über die Reizisolierungseinheit SIU 5. Die Tiere befanden sich während der Versuche in einer schallisolierten EEG-Ableitekammer (75 x 85 cm) und wurden durch ein Einwegfenster beobachtet oder in einem allseitig verglasten Beobachtungskäfig (8o x 8o cm). Ca 1o bis 15 min vor Versuchsbeginn wurden die Katzen mittels eines leichten Steckers mit der Reizapparatur verbunden und eine narkotisierte Ratte in den Käfig gebracht, die meist nur sehr kurz beschnüffelt wurde.

Bei schrittweiser Erhöhung der Reizintensität um jeweils o,2 Volt wurden alle Reaktionen der Tiere protokolliert und in einigen Fällen auf Magnetband aufgezeichnet. Die Abstände der Reizungen betrugen, wie die Reizdauer, jeweils 2 min, die Reizungen wurden bis 1-3 Stufen über die Auslöseschwelle des Zubeißens durchgeführt.

| Reaktion: | |
|---|---|
| Lecken der Lippen | 100% |
| Umhersehen | 100% |
| Aufrichten | 96% |
| Kopfwenden | 92% |
| Schnuppern am Boden | 92% |
| Beißen der Ratte | 92% |
| Lecken an Gegenständen | 84% |
| Schnuppern an Ratte | 80% |
| Körperdrehung | 64% |
| Lecken der Ratte | 56% |
| Umhergehen | 44% |

Tab. 1: Häufigkeit der einzelnen Reaktionen von Katzen bei der elektrischen Reizung im lateralen Hypothalamus; ansteigende Reizstärke bis zum Zubeißen.

| Rekation: | |
|---|---|
| Körperdrehung | 73% |
| Lecken der Lippen | 71% |
| Schnuppern am Boden | 65% |
| Kopfwenden | 65% |
| Umhersehen | 61% |
| Schnuppern an Ratte | 61% |
| Schnuppern in Luft | 37% |
| Lecken an Ratte | 33% |
| Lecken an Gegenständen | 26% |
| Aufrichten | 18% |
| Beißen der Ratte | 100% |

Tab. 2: Häufigkeit der einzelnen Reaktionen von Katzen bei der elektrischen Reizung des lateralen Hypothalamus; Überschwellige (Zubeißen) Reizung.

Während der Reizungen im lateralen Hypothalamus treten in den verschiedenen Reizstufen regelmäßig eine Anzahl von Verhaltensweisen auf, deren Reihenfolge zumeist ziemlich konstant ist. Bei einer Katze wurden die 12 häufigsten Verhaltensreaktionen, die bei den verschiedenen Reizstärken auftraten, vor und nach einer narkotischen Dosis von Pentobarbital genau registriert. Bei der unbehandelten ("normalen") Katze ließen sich in 25 Reizfolgen mit steigender Reizintensität die einzelnen Reaktionen in der in Tabelle 1 und 2 dargestellten Häufigkeit (Zahl in Klammern) auslösen. Die Reihenfolge, in der diese Reaktionen bei ansteigender Reizstärke ausgelöst wurden, ist in Tabelle 3 zusammengestellt, wobei das erste Auftreten der 12 ausgewerteten Reaktionen hinsichtlich ihres zeitlichen Stellenwertes (Rangstufe) aus 25 Versuchen gemittelt worden sind. Hiernach ist die erste Reaktion bei unterschwelliger Reizung das Umhersehen. Es folgen ein ausgeprägtes Wenden des Kopfes nach links, Lecken der Lippen und der Nase, Schlucken, Aufrichten, Schnuppern am Boden, Lecken an Gegenständen, Körperdrehung linksherum und Umhergehen, Schnuppern an der Ratte, Lecken der (narkotisierten) Ratte und schließlich Beißen der Ratte auf die artgemäße Weise vom Rücken her in die Hals-Brustregion.

Bei überschwelliger Reizung gehen dem Zubeißen meist die gleichen Verhaltensreaktionen voraus, doch werden mit ansteigender Stärke des Reizstromes nicht nur die Latenz, sondern auch die Anzahl der aktivierten Verhaltensweisen

vor dem Beißen deutlich geringer. Bei 49 überschwelligen Reizungen, die das Zubeißen hervorriefen, wurden vor und nach dem Biß die in Tabelle 2 in aufsteigender Häufigkeit (%) dargestellten Verhaltensweisen ausgelöst.

Einige Reaktionen, vor allem das Schnuppern am Boden und das Lecken an Gegenständen, die bei unterschwelliger Reizung bereits früh auftreten, werden bei starker Reizung erst nach dem Zubeißen beobachtet. Das Beißen als "Endhandlung" rückt damit in der Reihenfolge der ausgelösten Beutefanghandlungen von der 11. auf die 7. Stelle vor (Tabelle 4). Dieses Vorrücken des Zubeißens ist statistisch auf dem 1‰ - Niveau signifikant.

Unter der Barbituratwirkung sind noch alle Verhaltensweisen auszulösen. In der Reihenfolge stehen die orientierenden Bewegungen ebenfalls am Anfang, während die Verhaltensweisen, die einen höheren Energieaufwand erfordern, wie das Umhergehen, Schnuppern am Boden und die stereotype Körperdrehung, erst bei höherer Reizintensität aktiviert werden (Tabelle 4). Auffallend ist vor allem, daß das Zubeißen unter der Barbituratwirkung bei ansteigender Reizstärke in der Reihenfolge der ausgelösten Verhaltensweisen, wiederum hoch signifikant (1‰),nach vorne rückt, etwa in dem gleichen Ausmaß wie bei der überschwelligen Reizung vor der Barbituratgabe. Bei überschwelliger Reizung beißt auch die intoxizierte Katze, wie die unbehandelte Katze,zu, ehe alle durch unterschwellige Reizungen aktivierten Verhaltensweisen abgelaufen sind (Tab. 4).

Steigende Reizstärke

normal

| Reaktion | |
|---|---|
| 1. Umhersehen | 1,32 |
| 2. Kopfwenden | 1,60 |
| 3. Lecken u. Schlucken | 2,05 |
| 4. Aufrichten | 2,08 |
| 5. Schnuppern am Boden | 2,47 |
| 6. Lecken an Gegenst. | 3,04 |
| 7. Umhergehen | 3,09 |
| 8. Körperdrehung | 3,12 |
| 9. Schnuppern an Ratte | 3,50 |
| 10. Lecken an Ratte | 4,14 |
| 11. Beißen der Ratte | 4,21 |

nach Pentobarbital

| Reaktion | |
|---|---|
| 1. Lecken u. Schlucken | 1,25 |
| 2. Aufrichten | 1,60 |
| 3. Kopfwenden | 1,80 |
| 4. Umhersehen | 1,80 |
| 5. Schnuppern an Ratte | 2,66 |
| 6. Beißen der Ratte | 2,80 |
| 7. Lecken an Ratte | 3,20 |
| 8. Lecken an Gegenst. | 3,25 |
| 9. Schnuppern am Boden | 3,25 |
| 10. Umhergehen | 3,50 |
| 11. Körperdrehung | 4,00 |

Tab. 3: Reihenfolge der durch elektrische Hirnreizung ausgelösten Verhaltensweisen bei der Katze bei ansteigender Reizstärke bis zur Auslösung des Zubeißens.

Überschwellige Reizung

normal

| Reaktion | |
|---|---|
| 1. Kopfwenden | 1,03 |
| 2. Körperdrehung | 2,38 |
| 3. Umhersehen | 3,16 |
| 4. Aufrichten | 3,44 |
| 5. Lecken u. Schlucken | 3,51 |
| 6. Schnuppern an Ratte | 4,20 |
| 7. Beißen der Ratte | 4,55 |
| 8. Schnuppern in Luft | 4,66 |
| 9. Lecken an Ratte | 5,12 |
| 10. Schnuppern am Boden | 5,12 |
| 11. Lecken an Gegenst. | 5,69 |

nach Pentobarbital

| Reaktion | |
|---|---|
| 1. Kopfwenden | 1,00 |
| 2. Umhersehen | 2,40 |
| 3. Körperdrehung | 2,50 |
| 4. Schnuppern in Luft | 2,50 |
| 5. Lecken u. Schlucken | 3,44 |
| 6. Schnuppern am Boden | 4,71 |
| 7. Beißen der Ratte | 5,22 |
| 8. Schnuppern an Ratte | 5,43 |
| 9. Lecken an Gegenst. | 5,50 |
| 10. Lecken an Ratte | 6,00 |
| 11. Aufrichten | 0,00 |

Tab. 4: Reihenfolge von Verhaltensweisen der Katze, ausgelöst durch überschwellige Reizung (Zubeißen) des lateralen Hypothalamus vor und nach Pentobarbital.

Die Reizschwelle, die das Zubeißen auslöst, steigt in der schweren Barbituratintoxikation an, sie erreicht aber bei abklingender Wirkung ziemlich schnell wieder ihre Ausgangsgröße, etwa zu dem Zeitpunkt, an dem keine Bewegungsstörungen mehr vorliegen (Abb. 1o). Bei einem Tier (Nr. 4), das wir über einen längeren Zeitraum unter gleichbleibend günstigen Bedingungen beobachten konnten, führten wir zahlreiche Reizungen mit schrittweise um o,2 Volt ansteigender Reizstärke aus, die häufig nach einer kurzen Pause 1-2 mal wiederholt wurden. Hierbei sank regelmäßig gegen Ende der äußerlich erkennbaren Barbituratwirkung die Auslöseschwelle für das Zubeißen mitunter erheblich ab, während die Schwellen für andere Verhaltensweisen relativ konstant bleiben. Diese Schwellenerniedrigung war allerdings nur einmalig im Versuchsablauf, sie trat nur in der ersten Reizserie auf. Die unmittelbar folgenden Reizungen mit um o,2 bis o,4 Volt höheren Intensitäten lösten das Zubeißen nicht regelmäßig aus. In der 2. Reizserie erfolgte das Zubeißen erst bei etwa normaler Reizstärke.

In der abklingenden Barbituratvergiftung kann somit der Biß nach einer narkotisierten Ratte einmalig durch eine geringere Reizintensität als normal ausgelöst werden. Der Ablauf der Reaktion, d.h. die Folge der mitangeregten Verhaltensweisen, entspricht dabei der Antwort auf eine stark überschwellige Reizung. Diese leichte Auslösbarkeit des Beißens kann als Folge einer barbituratbedingten Enthemmung angesehen werden, wobei aber gleichzeitig die bereitstehenden Energien aufgebraucht werden, da bei Wiederholung

der Reizung erst höhere Reizstärken wieder wirksam werden.

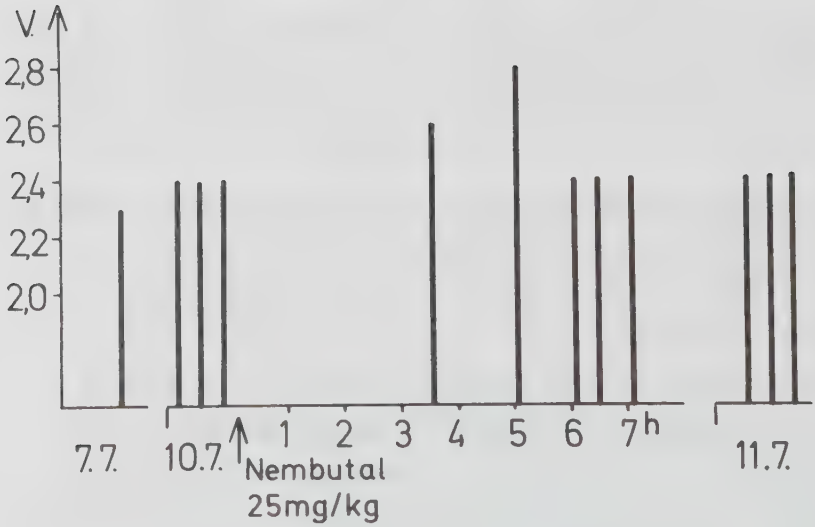


Abb. 1o: Erhöhung der Auslöseschwelle des Zubeißens bei Reizung im leteralen Hypothalamus der Katze nach Pentobarbital.

## B Körperpflege

Körperpflegehandlungen und Komfortbewegungen scheinen bei allen Tierarten entwickelt zu sein und sind für die Gesunderhaltung wohl auch unentbehrlich. Viele Insekten sowie einige Vögel, haben für die Reinigung des Körpers besondere Werkzeuge, wie kammartige Borstensäume und Krallenbildungen, entwickelt. Neben dem eigentlichen Zweck der Säuberung hat die gegenseitige Körperpflege bei Primaten, wie auch bei einigen Vogelarten, eine soziale Bedeutung von hohem Rang erhalten. Viele gesellig lebende Vogelarten putzen sich oft gleichzeitig und sehr ausgiebig. Vor allem das Baden wirkt geradezu ansteckend; viele Vögel beginnen ebenfalls zu baden, wenn sie nur das Plätschern und Schwirren der Flügel im Wasser hören und den Initiator, etwa in aufeinandergestapelten Käfigen, gar nicht sehen können. Die Körperpflege hat zu besonderen Verhaltensweisen geführt, wie das Reiben des Körpers an Gegenständen, das Wälzen in Staub oder Schlamm und als merkwürdigste Form das Einemsen bei Vögeln, wobei Ameisen mit dem Schnabel ergriffen und durch das Gefieder gerieben werden. Verhaltensweisen aus dem Bereich der Körperpflege treten oftmals ritualisiert in anderen Verhaltensbereichen auf sowie besonders häufig auch ohne erkennbaren Zusammenhang mit der augenblicklichen Situation als sogenannte "Übersprunghandlungen" (A. Kortlandt 1940, N. Tinbergen 1940).

Diese situationsfremden Bewegungen treten in Konfliktsituationen auf, etwa dann, wenn ein Tier zwischen Flucht und Angriff schwankt. Nach N. Tinbergen findet hierbei der zentral gebildete Energieüberschuß nicht seinen normalen Ausfluß, er "springt" auf eine andere Bahn über und entlädt sich in einer irrelevanten Bewegung. J.J.A. Van Iersel und A.C.A. Bol (1958), sowie P. Sevenster (1961) sehen dagegen die Ursache der Übersprungbewegungen in einer Befreiung von Bewegungsweisen, die in der Hierarchie der Verhaltensweisen eine niedrige Rangstufe einnehmen, durch die gegenseitige Hemmung zweier höherer Verhaltensweisen, die normalerweise, jede für sich, das untergeordnete Verhaltensmuster hemmt.

Ausgeprägtes "Übersprungputzen" zeigen Ratten häufig beim Erkundungsverhalten in einer neuen Umgebung. In dieser Situation treten das Nebeneinander der Bereitschaft sich zu verkriechen und des Dranges, die neue Umgebung zu untersuchen, in der Haltung und Bewegungsweise der Tiere sehr deutlich hervor. Bei Freilandbeobachtungen fällt dagegen die Beurteilung oft schwer, ob Körperpflegehandlungen im Übersprung auftreten oder ob sie durch adäquate Reize ausgelöst werden.

Eine Untersuchung über das Vorkommen von Übersprungbewegungen im Durchgangs-Syndrom ist daher sehr interessant, da sie Aufschluß geben kann über evtl. Verschiebungen im Verhältnis der konkurrierenden Verhaltensweisen und der ihnen zugrundeliegenden Stimmungen.

1. Versuche mit Ratten

Acht Rattenweibchen (Wistar) von 1oo - 14o g, die isoliert in Makrolonkäfigen 3o x 2o x 15 cm lebten, wurden in 2 Versuchen vor und nach der Gabe von o,1 ml = 4o-5o mg/kg i.p. Nembutal einzeln in einem 35o x 18o cm großen abgeteilten Raum eines Zimmers gebracht und jeweils 15 min lang beobachtet. In dieser Zeit wurde die Motilität anhand der Häufigkeit des Überschreitens zweier Linien und des Verlassens der 4 Ecken, sowie die Häufigkeit und Dauer des Putzens beobachtet.

Die Tiere waren meist während der ganzen Beobachtungszeit aktiv, sie liefen rasch und ständig am Boden schnuppernd, mit erhobenem Schwanz, vorwiegend an den Wänden entlang. Sie verharrten gelegentlich, meist in einer bestimmten, von dem betreffenden Tier bevorzugten Ecke. Hier richteten sie sich oft an der Wand auf, putzten sich anhaltend oder verharrten kurze Zeit ruhig.

Das Explorationsverhalten dauert bei allen Tieren über die gesamte Beobachtungszeit nahezu gleichmäßig an, im Mittel ist die Motilität nach 15 min nur wenig zurückgegangen; die Anzahl der Körperpflegehandlungen nimmt ebenfalls etwas ab, während die Dauer des Putzens zu Beginn und am Ende des Versuches am geringsten ist (Abb. 11).

Vier bis 6 Stunden nach einer narkotischen Nembutaldosis sind die Tiere beim Aufrichten und Putzen noch leicht ataktisch, sie können aber bereits wieder gut und behende laufen und zeigen beim Explorationsverhalten keine auffallenden Verhaltensänderungen.

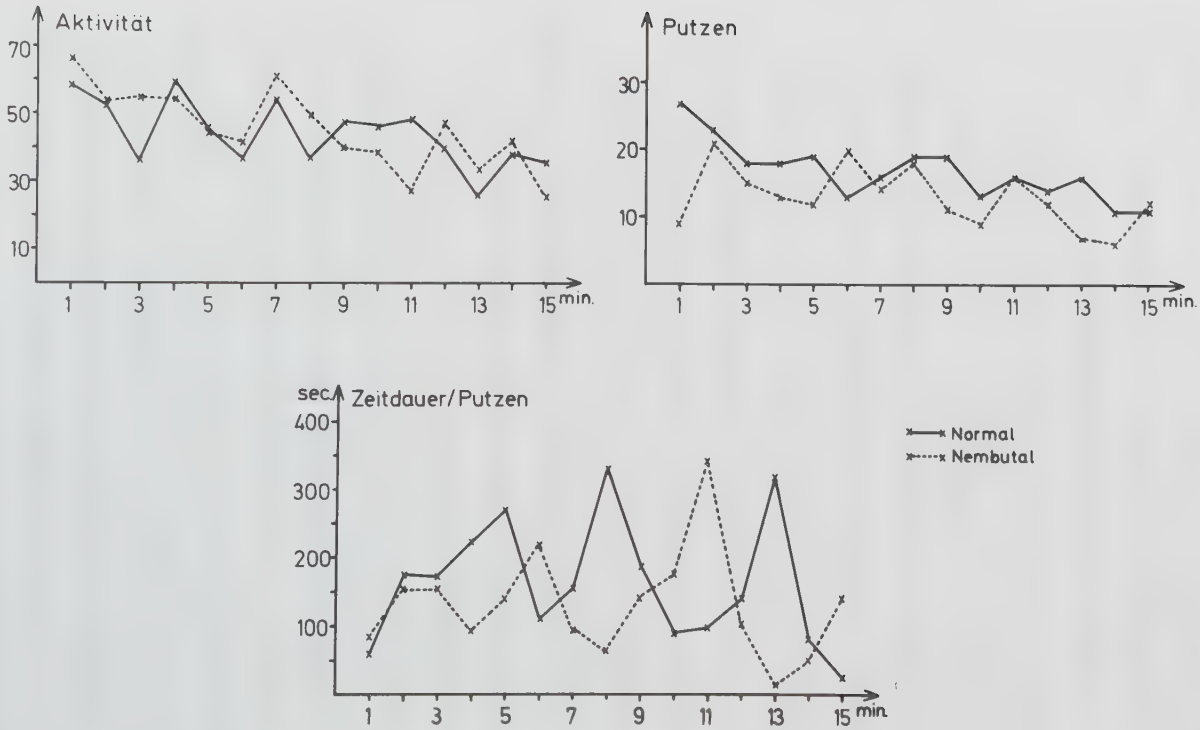


Abb. 11: Explorationsverhalten der Ratte während 15 min vor und nach Pentobarbital. Mittelwerte aus 16 Versuchen.

Die Bewegungsstörungen sind stets unmittelbar am Beginn der Versuche am größten und gehen im Laufe der Beobachtungsdauer meist vollständig zurück. Die Motilität unterscheidet sich kaum vom drogenfreien Zustand. Sie ist im Mittel leicht, aber nicht signifikant erhöht. Die Häufigkeit der Putzhandlungen geht, von durchschnittlich 15,8 pro 15 min nach Nembutal, auf 12,2 pro 15 min zurück. Diese Abnahme ist auf Grund der großen Variabilität nicht signifikant, mit Ausnahme der ersten 5 Minuten (5%-Niveau), in denen auch die Barbituratwirkung stets am deutlichsten ist. Die Gesamtdauer der Putzhandlungen verringert sich ebenfalls von durchschnittlich 147 auf 124 sec/15 min, doch ist auch dieser Unterschied nicht signifikant.

## 2. Versuche mit Zebrafinken

Zebrafinken, die in einem kleinem Schwarm von 5-8 Paaren in einer 16o x 8o x 14o cm großen Volière in einem wenig besuchten Raum lebten, zeigten in den ersten 3o Minuten nach dem Betreten des Raumes eine gesteigerte Körperpflegeaktivität, die in den ersten 15 min von durchschnittlich 7,15 Putzhandlungen pro Tier in den folgenden 15 min auf 6,11 Aktionen zurückgeht und in den weiteren 15 min Perioden ziemlich konstant 4,o Putzhandlungen beträgt. Bei einer durchschnittlichen Beobachtungsdauer von 6o min werden im Mittel 5,67 Körperpflegehandlungen registriert.

Aus diesem Schwarm wurden bestimmte, durch farbige

Fußringe gekennzeichnete Vögel, von den anderen Tieren nahezu unbemerkt herausgefangen, wenn sie die Volière durch eine Schleuse verließen, um in einem angeschlossenen Käfig Futter zu suchen. Diesen Tieren wurden verschiedene, neurotrop wirkende Substanzen, die in eine kleine Gelatinemenge eingeschlossen waren, in den Schlund gegeben und gleich darauf wieder in die Volière entlassen. Hier beruhigten sich die Vögel, die Placebo erhalten hatten, außerordentlich rasch und glichen in ihrem Verhalten den übrigen Tieren. Außer der erwarteten erhöhten Zahl von Putzbewegungen traten keine auffallenden Verhaltensänderungen hervor; Motilität, soziale Gefiederpflege, Kontaktsitzen, Revierverhalten, Gesang usw., waren durch das Herausfangen und die Gabe kleiner, in Gelatine eingeschlossener Kalkstückchen, nicht verändert. Unter der Wirkung von 4o-8o mg/kg Phenobarbital und 4-6 mg/kg Reserpin blieb die mittlere Zahl von Putzhandlungen in 6o min mit 5,8 und 5,o gegenüber den Kontrollwerten nahezu unverändert. Nach 1o-38 mg/kg Chlorpromacin wurden Putzbewegungen dagegen nur noch selten ausgeführt, ihre Zahl sank in 64 Beobachtungsperioden von je 15 min auf durchschnittlich o,62 ab. Im Gegensatz zu Phenobarbital und Reserpin sanken unter der Wirkung von Chlorpromacin aber auch die meisten anderen aktiven Verhaltensweisen (Lokomotion, Futteraufnahme, Gesang, Drohen, Angriff, soziales Kraulen usw.) stark ab und es wurden vorwiegend passive Verhaltensweisen wie Flucht, Schlafstellung, Kraulenlassen usw. beobachtet (Abb. 12). Entsprechend

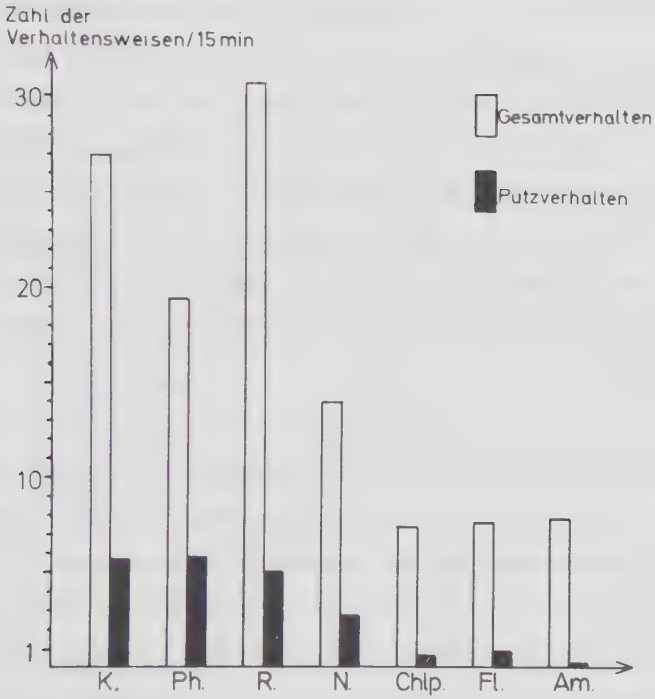


Abb. 12: Putzaktivität und Gesamtverhalten des Zebrafinken nach verschiedenen Pharmaka:
K = Kontrollen, Ph = Phenobarbital, R = Reserpin,
N = Pentobarbital, Chlp. = Chlorpromacin,
Fl = Fluphenacin, Am = Amitriptylin.

verhielten sich die Tiere auch nach Fluphenacin und Amitriptylin.

Auch nach der Gabe von neurotropen Substanzen war die Putzaktivität in den ersten 15 min am größten und nahm dann allmählich ab. Ob es sich hier aber um echte Übersprungbewegungen oder um notwendiges Ordnen des Gefieders nach dem Ergreifen der Tiere handelt, ist nicht eindeutig zu erkennen, da zumindest in den ersten 5-1o min noch nicht mit dem Eintreten der vollen Drogenwirkung gerechnet werden kann und da alle anderen Verhaltensweisen in diesem Zeitabschnitt ebenfalls noch am häufigsten sind.

3. Versuche mit Silbermöwen im Freiland

Zweiundzwanzig brütende Silbermöwen, die in einer großen Brutkolonie auf der Insel Mellum insgesamt 63 Stunden lang beobachtet wurden, zeigten im Mittel pro Stunde 1,96 Körperpflegehandlungen. Das Putzen war über die ganze Beobachtungszeit von jeweils mehreren Stunden gleichmäßig verteilt, ein Zunehmen von Putzhandlungen in der ersten Zeit nach dem Aufsuchen des Beobachtungszeltes war nicht festzustellen. Außerdem konnten Putzhandlungen nur ausnahmsweise äußeren Einflüssen, wie Alarmrufen, Ankunft des Partners, Nähern einer fremden Möwe usw. zugeordnet werden. Dagegen gingen Putzhandlungen häufig - wenn auch nicht regelmäßig - Brutpflegehandlungen unmittelbar voraus, in der Weise, daß sich die zuvor bewegungslos brütenden Möwen sitzend, oder nachdem sie

plötzlich aufgestanden sind, kurz mit 1-5 Bewegungen putzten und anschließend die Eier wendeten. Die eigentliche Gefiederpflege findet aber stets außerhalb des Nestes statt, entweder unmittelbar nach der Ablösung durch den Partner oder nach der Rückkehr von der Nahrungssuche vor dem Brüten. Während auf dem Nest stets nur wenige Putzbewegungen ausgeführt werden, erfolgt das Putzen außerhalb sehr gründlich und dauert, mit nur kurzen Unterbrechungen, oft über eine halbe Stunde.

Anstelle des Putzens geht dem Eierwenden sehr häufig auch ein Picken oder kurzes Bauen am Nestrand voraus. Es ist daher anzunehmen, daß diese Handlungen als Initialbewegungen einer nachfolgenden, stärkeren Aktivität vorausgehen. Diese "Initialbewegungen" sind insofern mit den eigentlichen Übersprungbewegungen vergleichbar, als ebenfalls Bewegungsweisen von einem Verhaltensbereich in einen anderen überfließen.

Eine Konfliktsituation von außen ist bei diesen Initialbewegungen - soweit erkennbar - nicht gegeben, eher ist an einen inneren Konflikt zu denken, zwischen dem ruhigen Weiterbrüten und dem Antrieb, die Eier zu wenden. Da diese Putz- und Pickbewegungen aber aus völliger Inaktivität hervorgehen, ist eine Enthemmung niedriger, durch miteinander konkurrierende höher stehende Verhaltensweisen,im Sinne von J.J.A. Van Iersel und A.C.A. Bol sowie P. Sevenster, nicht wahrscheinlich. Hier ist eher anzunehmen, daß die zentral gebildete Erregung zunächst die untergeordneten Verhaltensweisen mitaktiviert, die

dann mit steigender Erregungsstärke von der Zielhandlung gehemmt und mit deren Ablauf wieder konsumiert wird.

Unter der Barbiturat- und Reserpinwirkung sind die Putz- und Pickbewegungen auf dem Nest, wie auch das Putzen außerhalb des Nestes, noch gut erhalten. Lediglich bei stark sedierten, ataktischen Tieren geht die mittlere Zahl der Putzbewegungen von 1,96 auf o,97 pro Stunde zurück. Gleichzeitig nehmen aber auch die übrigen Verhaltensweisen in ihrer Häufigkeit deutlich ab. Wenn auch die kurzen Putz- und Pickbewegungen am Nestrand und das Aufstehen im Nest während der Intoxikation erhalten bleiben, so fallen doch fast immer die nachfolgenden Brutpflegehandlungen, das Wenden der Eier und die kuschelnden Bewegungen beim Niedersetzen (s. Seite 69) aus. Die Möwen bleiben meist erheblich länger stehen, ehe sie sich wieder - ohne die typischen Bewegungen eines sich zum Brüten setzenden Tieres - auf das Nest niederlassen.

Phenothiacine, die bei Möwen nicht sedierend, sondern aktivierend wirken (M. Blösch 1972), riefen keine Änderung des Putzverhaltens hervor. Benzodiazepine bewirkten eine leichte Zunahme, Antidepressiva eine deutliche Abnahme von Putzbewegungen, während nach Captagon$^{R}$ die höchste Putzaktivität beobachtet wurde (Tabelle 5).

Möwen, die Antidepressiva, Amitriptilin (2o und 3o mg/kg), Imipramin (25 und 5o mg/kg) oder Noxiptilin (5o mg/kg) erhalten hatten, verblieben während mehr als 5 Stunden in einem Zustand ängstlicher Gespanntheit, der alle anderen Verhaltensweisen, einschließlich des Putzens und

| Substanz | Zahl der Versuche | Beob.zeit insgesamt Std | Putzaktionen insgesamt | Putzaktionen/ Std |
|---|---|---|---|---|
| Kontrolle | 22 | 63 | 92 | 1,46 |
| Phenobarbital | 6 | 31 | 3o | o,97 |
| Reserpin | 8 | 21 | 23 | 1,1 |
| Chlorpromacin | 8 | 25 | 33 | 1,3 |
| Levomepromacin | 4 | 7,6 | 9 | 1,2 |
| Butyrylperacin | 3 | 8,7 | 16 | 1,8 |
| Fluphenacin | 3 | 8,7 | 17 | 1,9 |
| Phenothiazine: | 18 | 5o,o | 75 | 1,5 |
| Chlordiazepoxyd | 4 | 9,5 | 16 | 1,7 |
| Diazepam | 2 | 5,5 | 1o | 1,8 |
| Tranquilizer: | 6 | 15,o | 26 | 1,73 |
| Amitriptylin | 2 | 1o,8 | 11 | 1,o |
| Noxiptilin | 1 | 2,o | 2 | 1,o |
| Imipramin | 2 | 1o,4 | 7 | o,7 |
| Antidepressiva: | 5 | 23,3 | 2o | o,86 |
| Captagon$^{R}$ | 2 | 5,7 | 17 | 3,o |

Tab. 5: Häufigkeit der Gefiederpflege bei brütenden Silbermöwen nach verschiedenen Pharmaka.

der Brutpflegehandlungen überlagerte.

In der Literatur werden Veränderungen des Körperpflegeverhaltens unter der Wirkung von Pharmaka relativ selten erwähnt. U.Rothe (197o) fand nach der Gabe von verschiedenen

Psychopharmaka, vor allem nach Amitriptylin, Chlorpromacin und Haloperidol R einen Rückgang der Putzaktivität von eingestäubten Mäusen, ohne daß sich dabei aber die Art des Putzens sowie die Reihenfolge und Intensität änderte, mit der die einzelnen Körperteile gereinigt wurden. R.W. Brimblecombe (1963) untersuchte die Wirkung von 18 Psychopharmaka auf das Explorationsverhalten von Ratten, einschließlich des Übersprungputzens, und fand meist nur eine Abnahme der emotionellen Defäkation, während das Putzverhalten allein nach 4 mg/kg Harmalinhydrochlorid leicht vermehrt war. Ratten, deren Explorationsverhalten unter Hyperthermie nach o,o6 bis o,5 mg/kg Streptokokken-Mucopeptid von O. Kadlecová, M. Kršiak und U. Mašek (1972) untersucht wurde, zeigten erst nach Dosen von o,125 mg/kg an eine leichte Abnahme der Lokomotion und des Aufrichtens.

## C Fortpflanzungsverhalten

Balz, Kopulationsverhalten, Nestbau und Brutfürsorge stellen ein komplexes Verhaltenssystem dar, worin, bei den einzelnen Arten in unterschiedlicher Ausprägung und Gewichtigkeit, hoch differenzierte Bewegungsabläufe zu mehr oder minder langen Instinktketten verbunden sind. Das Fortpflanzungsverhalten greift auch auf andere Bereiche des Verhaltens über, auf das Revierverhalten und vor allem auch auf das Sozialverhalten. Zahlreiche Bewegungs-

weisen aus dem Bereich der Ernährung, Körperpflege, Kampfverhalten gehen als ritualisierte Handlungen bei vielen Arten in das Balzverhalten ein.
Ein derartiges Gefüge aus zahlreichen verschiedenen Einzelreaktionen kann - wie kein anderes Verhalten- leicht durch äußere und innere Einflüsse gestört werden, eine Erfahrung, die bei jedem Zuchtversuch mit nicht stark domestizierten Tieren immer wieder gemacht wird.

1. Balzverhalten

a) Versuche mit Zebrafinken: Die Beeinflußbarkeit des Balzverhaltens von Vögeln durch Barbiturate und andere neurotrope Substanzen haben wir zunächst an Zebrafinken, die in einem kleinen Schwarm zusammenlebten, untersucht. In insgesamt 59 Beobachtungsstunden an 12 Tieren waren Balzhandlungen - Ansingen eines ♀ durch ein ♂ unter Verbeugungen und Nachfolgen oder Kopulationsbereitschaft eines ♀ durch Vibrieren des Schwanzes - unter der Wirkung von Phenobarbital, Chlorpromazin, Reserpin, Noxiptilin, Fluphenacin, Amitriptylin, LSD, niemals zu beobachten. Da die Tiere alle fest verpaart waren und zum Zeitpunkt der Versuche teilweise brüteten oder Junge betreuten, war die Balz auch nicht immer zu erwarten. Wir haben daher versucht, das Balzverhalten von isoliert gehaltenen Männchen durch ♀-Attrappen auszulösen. Die Gesangsaktivität nahm nach dem Einbringen der ♀-Attrappen in die Käfige signifikant (1%-Niveau) zu. Gegenüber den ♂-Attrappen bestand eine Tendenz zur Abnahme, die aber nicht signifikant

war. Aus 192 Kontrollbeobachtungen über je 15 min ohne Attrappe errechnete sich ein Mittelwert von 27,67 Gesängen pro 15 min. In Anwesenheit der Attrappen stieg die Gesangsaktivität im Mittel auf 43,74 Gesänge in 15 min an (67 Versuche). Mit der durchschnittlichen Zahl von 36,93 Gesängen war die Reaktion auf die ♂-Attrappe geringer als auf die beiden ♀-Attrappen mit 45,2o und 46,34 Gesängen. Hin und wieder näherten sich die singenden Männchen mit gelockertem Bauchgefieder, mit leicht in Richtung der Attrappe abgewinkeltem Schwanz und unter leichten Verbeugungen den Attrappen. Dieses, eindeutig als Balz zu bezeichnende Verhalten, wurde allerdings gegenüber den ♂-Attrappen ebenfalls durchgeführt, wenn auch deutlich seltener als gegen ♀-Attrappen (Abb. 13).

Nach der Aufnahme von Phenobarbital mit dem Trinkwasser, verstärkt durch einen vorausgegangenen 12-stündigen Wasserentzug, nahm die Gesangsaktivität, vor allem in Anwesenheit der ♀-Attrappen, deutlich ab (Abb. 13). Signifikante Unterschiede, im Verhalten gegenüber den ♂- und ♀-Attrappen, bestanden nun nicht mehr. Stärker noch ging die Häufigkeit von Balzhandlungen unter der Barbituratwirkung zurück und zwar in Abhängigkeit vom Grad der Intoxikation. Bei einer aufgenommenen Barbituratmenge von 4o-6o mg/kg waren Motorik, Gesang und Balz noch nicht beeinträchtigt, erst bei Dosen von mehr als 7o-8o mg/kg zeigten sich geringe Abnahmen der Balz- und Gesangsaktivität. In wiederholten Versuchen mit den gleichen Tieren waren aber gerade bei Dosen um 8o-1oo mg/kg jeweils

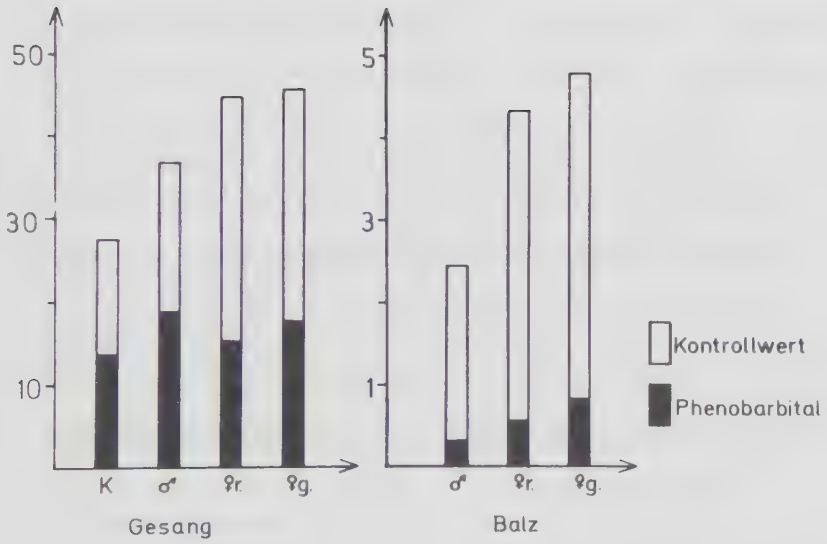


Abb. 13: Gesangs- und Balzaktivität des Zebrafinken gegenüber Attrappen vor und nach Phenobarbital.
K = Kontrollwerte ohne Attrappe

deutliche Wirkungsunterschiede zu beobachten. Oberhalb 14omg/kg wurden die Gesänge spärlich und das Balzverhalten unterblieb völlig. Bei Dosen in dieser Höhe war auch die Motorik schon stärker gestört.

b) Versuche mit einem Kanarienhahn: Ein isoliert gehaltenes Kanarien-♂ balzte zu Beginn der Brutzeit, etwa vom 16.3. bis 15.4., regelmäßig verschiedene Attrappen an, auf die es außerhalb der Fortpflanzungsperiode nur mit kurzen Trillern reagierte. Bei der Balz näherte sich das Männchen der Attrappe mit schief gehaltenem Schwanz und leise wisperndem Gesang. Oft wurde der geöffnete Schnabel der Attrappe zugewendet und aus dem Kropf hervorgewürgtes Futter angeboten. Dieses Verhalten entsprach weitgehend der Balz gegenüber einem lebenden Kanarien-♀.

Eine weiße, aus hartgebranntem Modelliermaterial geformte, vogelähnliche Attrappe, die auf einer Sitzstange im Käfig befestigt wurde, rief überraschenderweise die gleiche, deutliche Reaktion hervor wie ein weißes Quader aus dem gleichen Material.

Nach dem Einsetzen der Attrappe in die allseits geschlossene Beobachtungskammer, wurde das Verhalten während 5 min durch ein Einwegfenster beobachtet und die Stimme über ein Mikrofon nach außen übertragen. In 2o von 24 Versuchen näherte sich der Vogel sofort der Attrappe, in einem Fall erst nach 1 min und in 3 Fällen näherte er sich nicht. 19mal war nach der Annäherung der leise Balzgesang zu hören, 5mal blieb der Vogel stumm.

Unter der Wirkung von Phenobarbital, das in o,5% Lösung nach einem mehrstündigen Trinkwasserentzug angeboten wurde, ging das Balzverhalten,in Abhängigkeit von der Schwere der Intoxikation, teilweise bis ganz zurück.

Die aufgenommene Barbituratmenge war nicht genau zu

bestimmen, da stets ein Teil der Lösung vom Schnabel abtropfte oder weggeschleudert wurde. Es ist anzunehmen, daß jeweils ca 1oo bis 2oo mg/kg Phenobarbital aufgenommen wurden.

Der Einfluß des Barbiturats auf das Balzverhalten ist deutlich von der Schwere der Intoxikation abhängig: Inaktivität und deutliche Bewegungsstörungen, vor allem Schwierigkeiten beim Anflug auf eine Sitzstange, sind mit dem völligen Ausfall des Balzverhaltens, der Annäherung, dem Futteranbieten und dem Balzgesang, verbunden, während leichte Bewegungsstörungen eine zumeist verzögerte Annäherung ohne Balzgesang zur Folge haben. Sind etwa 3-5 Stunden nach der Barbituratgabe keine Bewegungsstörungen mehr zu erkennen, so kann trotz noch bestehender Minderung der Motilität eine sofortige Annäherung mit späterem Balzgesang folgen (Tab. 6).

Durch das Einleiten von Stickstoff haben wir außerdem den Sauerstoffgehalt in der o,25 $m^3$ großen Beobachtungskammer unter Kontrolle mit dem Oxytest der Fa. Hellige vermindert. Bereits bei 18-15% $O_2$ wird die Attrappe nicht mehr angesungen und meist auch nicht mehr sofort angeflogen. Bei einem $O_2$-Gehalt von 1o-13% näherte sich der Vogel der Attrappe nicht mehr sofort und suchte sie in 2 von 6 Versuchen nicht mehr auf. Bei 1o-13% $O_2$ verhielt sich der Vogel meist ziemlich ruhig, die Atmung war etwas beschleunigt. Unter 1o% $O_2$ fühlte er sich sichtlich unwohl, kurze Perioden der Unruhe wechselten mit Inaktivität, der Schnabel wurde gelegentlich geöffnet,

| | Annähern | | | Ansingen | |
|---|---|---|---|---|---|
| | sofort | verzögert | nicht | ja | nein |
| normal | 2o | 1 | 3 | 19 | 5 |
| Phenobarbital | 5 | 5 | 5 | 5 | 1o |
| $O_2$ - Mangel 18 - 15% $O_2$ | 1 | 4 | o | o | 5 |
| $O_2$ - Mangel 13 - 1o% $O_2$ | o | 4 | 2 | o | 6 |

Tab. 6: Balzverhalten eines Kanarienhahns gegenüber Attrappen im Normalzustand, unter der Wirkung von Phenobarbital sowie leichtem und stärkerem $O_2$-Mangel.

der Vogel hielt sich meist am Boden auf und schüttelte sich mehrfach. Bei einer $O_2$-Konzentration von 15-18% war dagegen keine Veränderung im Befinden und Verhalten des Vogels festzustellen, er nahm Nahrung und Wasser auf, war aktiv, putzte sich und ließ gelegentlich laute, kurze Triller hören (Tabelle 6).

Das völlige Ausbleiben des leisen Gesanges vor der Attrappe beim Absinken des $O_2$-Gehaltes von 21 auf 18% läßt die Empfindlichkeit des Balzverhaltens gegenüber leichten körperlichen Störungen deutlich erkennen.

2. Brutpflegeverhalten

a) Versuche mit Silbermöwen im Freiland: In den Jahren 1969 bis 1972 bestand währen 2-3-wöchigen Besuchen auf der Insel Mellum die Gelegenheit, das Brutverhalten von freilebenden Silbermöwen unter der Wirkung von psychotropen Substanzen zu untersuchen.

Die Silbermöwe brütet auf der Insel Mellum von Mai bis Juni in einer Zahl von ca 3-4000 Paaren. Jedes Paar grenzt innerhalb der Kolonie ein eigenes Revier von einigen Quadratmetern ab, das es gegenüber fremden Möwen heftig verteidigt. Neben dem eigentlichen Brutverhalten, dem Brüten, Lüften und Wenden der Eier und der Brutablösung können hier Revierverhalten, Sozialverhalten und Körperpflege beobachtet werden, über die im folgenden Abschnitt berichtet wird.

Von einem soliden Fotozelt aus konnten abwechselnd mehrere Nester in 5 bis 15 m Entfernung gut eingesehen werden. Das Verhalten der einzelnen Brutvögel, Dauer und Häufigkeit des Brütens, Verhalten bei der Brutablösung, Häufigkeit des Eierwendens usw. wurde vom Zelt aus beobachtet und protokolliert, ehe die Wirkung der Substanzen geprüft wurde, die in einem Fisch- oder Muschelköder versteckt, von den zurückkehrenden Möwen meist sofort vom Nest aufgenommen wurden.

Die Silbermöwe baut ihr Nest häufig neben und zwischen mehreren Grasbüscheln aus trockenen Halmen und anderen Pflanzenteilen. Sie legt bis zu 3 Eier, die 21 Tage lang bebrütet werden. In der Regel brüten beide Partner gleich

häufig, doch bestehen bei einzelnen Paaren auch erhebliche Unterschiede (F. Goethe 1956, N. Tinbergen 1958). Die Abstände, in denen die Eier gelüftet und gewendet werden, sind offenbar zum Teil witterungsabhängig (R.H. Drent 1967) und daher selbst bei den einzelnen Individuen von Tag zu Tag nicht immer gleich. Diesen Brutpflegehandlungen geht fast immer ein kurzes Putzen des Gefieders voraus, die Möwe erhebt sich auf dem Nest, putzt sich kurz, dreht sich meist um ca 1o-18o° und setzt sich wieder, mit abgesträubtem Bauchgefieder, unter alternierendem Paddeln beider Beine und stark schaukelnden Bewegungen des anfangs etwas hochragenden Hinterkörpers, auf das Gelege. Bei diesen Bewegungen werden die Eier gedreht und gleichzeitig mit den gefiederfreien Brutflekken in engen Hautkontakt gebracht. Das dritte Ei, das vor den beiden anderen liegt, wird zuvor oder während dem Niedersitzen mit dem Schnabel bewegt. Beim Brüten schaut die Möwe mit langem Hals aufmerksam umher, schließt bei angezogenem Hals gelegentlich für Sekunden die Augen oder nimmt die Schlafstellung ein, wobei sie den Kopf zurücklegt und den Schnabel im Rückengefieder verbirgt. Bei warmer Witterung öffnet sie oft mehrere Minuten lang hechelnd den Schnabel.

Die Aufforderung zur Brutablösung geschieht auf unterschiedliche Weise. Die in das Revier zurückgekehrte Möwe beginnt sich meist sofort in einiger Entfernung vom Nest zu putzen. Sie nähert sich sodann dem Nest mit vorgestrecktem Hals und abwärts gerichtetem Kopf. Hierbei

stößt sie ein- oder mehrmals den langgezogenen, katzenartigen Nestruf aus. Meist verläßt die brütende Möwe daraufhin bereits das Gelege. Bleibt sie sitzen, dann beginnen beide Partner am Nest zu "würgeln", wobei unter lebhaft nickenden, zum Boden gerichteten Kopfbewegungen leise gurgelnde Rufe ausgestoßen werden. Anstelle des Würgelns oder im Anschluß daran kann auch das "Wechselbetteln" am Nest auftreten, wobei der Schnabel mit kurzen, ruckartigen Bewegungen bei angezogenem Hals und unter leisen, weichen Rufen hochgeworfen wird. Bleibt der Brutvogel dann immer noch sitzen, wendet sich der Partner ab, um wenig später erneut zur Brutablösung aufzufordern. Der brütenden Möwe stehen dagegen keine differenzierten Verhaltensweisen zur Verfügung, um die Ablösung herbeizuführen. In wenigen Fällen lief die Möwe in Anwesenheit des Partners stumm vom Nest weg, auf diesen zu, und bettelte oder sie lief in eine andere Richtung weg, worauf der Partner aber nur ausnahmsweise zum Nest ging - meist kehrte der Brutvogel selbst sehr rasch wieder zurück. In der gleichen Weise wird das Nest - ebenfalls nur sehr selten - verlassen, um in einiger Entfernung Kot abzusetzen. Anhand der bisherigen Beobachtungen und Versuchen mit Pharmaka ist anzunehmen, daß der Anblick des unbedeckten Nestes den Partner zum Weiterbrüten bewegt und daß das Weglaufen durchaus eine Aufforderung zur Ablösung darstellt.

Über die Wirkung von Phenobarbital auf das Brutverhalten von Silbermöwen wurde schon an anderer Stelle ausführlich berichtet (M. Blösch 1971). Bei der etwa 1 kg

schweren Silbermöwe (F. Goethe, 1961) trat die sedierende Wirkung von 1oo-12o mg/kg Phenobarbital-Na nach 2o-4o min ein. Die Tiere wurden zunehmend inaktiv und nahmen vermehrt die kauernde Ruhestellung ein, mit stark eingezogenem Hals. Später zeigten sie deutliche Bewegungsstörungen, vor allem beim Gehen und beim Versuch auf einem Bein zu stehen, um sich mit dem anderen zu kratzen. Dabei blieben die Tiere aber weiterhin sehr aufmerksam und beobachteten bei allen Alarmrufen in der Kolonie die Umgebung mit langgestrecktem Hals.

Wird die Möwe vor Eintritt der vollen Barbituratwirkung beim Brüten abgelöst, so geht sie während des ganzen Tages nicht mehr auf das Gelege zurück - obwohl der Partner durch Weglaufen vom Nest mehrfach dazu auffordert. Tritt die Wirkung allmählich, während dem Brüten, ein, so bleibt die Möwe lange Zeit auf dem Gelege sitzen, ohne aber wirklich zu brüten. Zunächst unterbleiben das regelmäßige Lüften und Wenden der Eier sowie alle Nestbauhandlungen. Die Möwe erhebt sich zwar gelegentlich, um sich zu putzen oder zu strecken, sie sträubt aber dann beim Niedersitzen nicht das Bauchgefieder ab und führt nicht die sonst so auffallenden kuschelnden Bewegungen aus, um die Eier zu bewegen und mit den Brutflecken in Kontakt zu bringen.

Durch den Ausfall gerade dieser Verhaltensweisen wird deutlich, daß die Möwe nicht brütet, obwohl sie noch immer auf Nest und Eiern sitzt. Auch die Aufforderung zur Brutablösung wird nicht mehr befolgt. Die intoxizierte

Möwe bleibt trotz wiederholter Annäherungen und Nestrufen des Partners auf dem Nest sitzen oder erhebt sich, würgelt, bettelt oder jauchzt als Antwort auf entsprechendes Verhalten des Partners, bleibt dabei aber stets im Nest stehen.

Bei 6 Versuchen verließen 2 Möwen das Nest trotz Abwesenheit des Partners. Eine setzte sich in einiger Entfernung nieder und ließ das Gelege unbedeckt, eine weitere Möwe (♂) kehrte allerdings nach 2 min wieder stark schwankend zurück und setzte sich in richtiger Weise unter kuschelnden Bewegungen auf die Eier. Dieses Tier verließ das Gelege wenig später bei einem allgemeinen Alarm in der Kolonie und wurde danach vom ♀ abgelöst. Dieses ♂ war eines der wenigen frühreifen, noch nicht ganz ausgefärbten dreijährigen Tiere, die gelegentlich, ein Jahr früher als normal, durchaus erfolgreich zu brüten beginnen. Nach früheren Beobachtungen an der größtenteils durch farbige Fußringe individuell gekennzeichneten Versuchskolonie in Wilhelmshaven, über die R. Drost, E. Focke und G. Freitag (1961) berichtete, begannen die Erstbrüter, sowie die jüngeren Möwen, immer etwas später mit der Revierbesetzung und Eiablage als die älteren Tiere. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß sich die Brut dieses Paares in einem früheren Stadium befand als die der anderen Tiere.

15-6o mg/kg Chloralose bewirkten dagegen in 8 Versuchen einen völligen Abbruch des Brutverhaltens. Die Tiere brüteten zunächst unauffällig, sie wurden lediglich

auf dem Nest etwas ruhiger. Nach 3o-12o min erhoben sie sich jedoch ganz plötzlich und verließen meist stark taumelnd das Nest. In einigen Fällen bestand der Eindruck, daß die Tiere wieder zum Nest zurücklaufen wollten, doch war ein gerichtetes Gehen nicht mehr möglich. Die Möwen gerieten häufig in die Nähe des Nachbarreviers und wurden dort sofort angegriffen, worauf sie sehr gewandt und unauffällig wegflogen. Von sämtlichen 8 Möwen, die Chloralose erhalten hatten, kehrte keine wieder zum Nest zurück, obwohl zumindest die niedrigen Dosen keinesfalls tödlich waren. Die Gelege wurden an den folgenden Tagen allein vom Partner bebrütet, bis sie in dessen Abwesenheit nach und nach ausgeraubt wurden (Seite 56).

Phenothiacine, wie Chlorpromacin, Levomepromacin, Fluphenacin und Butyrylperacin (Megaphen, Neurocil, Lyogen, Randolectil) zeigten in so hohen Dosen, wie sie beim Menschen klinische Anwendung finden, auf die brütenden Möwen eine unterschiedliche Wirkung (M. Blösch 1972).

Chlorpromacin. Die Wirkung von Chlorpromacin wurde in 6 Versuchen mit einer Gesamtbeobachtungsdauer von 43 Stunden untersucht. Alle Möwen wurden 3o-9o min nach der Aufnahme von Chlorpromacin zunehmend unruhiger, sie erhoben sich immer häufiger vom Gelege, verließen dieses dann für kurze Zeit, um aber stets gleich wiederzukehren und sich mit kuschelnden Bewegungen zum Brüten zu setzen. Nach 2 Stunden ist ein deutliches Konfliktverhalten zwischen dem Weglaufen und dem Weiterbrüten besonders auffallend. Eine Möwe setzte sich beispielsweise innerhalb 6o Minuten

26mal auf das Gelege, um aber stets gleich wieder aufzustehen und unruhig um das Nest herum oder am Nestrand hin und her zu laufen. Das Bauchgefieder ist beim Niedersitzen meist abgesträubt, oft fehlen aber die kuschelnden Bewegungen. Bei dem beobachteten 26maligen Niedersitzen auf das Gelege wurde 5mal stark und anhaltend, 11mal leicht und 1omal gar nicht gekuschelt.

Sobald der Partner im Revier ankommt, verlassen die Versuchstiere augenblicklich das Nest und zeigen sodann, während des restlichen Tages, kein Interesse mehr wieder zu brüten. Sie entfernen sich gelegentlich für kurze Zeit, kehren aber stets bald wieder zurück, um ruhelos, mit nur kurzen Pausen, meist in großen Bögen im Revier umherzugehen und gelegentlich einige Flügelschläge weit umherzufliegen. Wie unbiologisch und gefährlich selbst das kurzfristige Verlassen des Nestes in einer Silbermöwenkolonie ist, wurde deutlich, als eine fremde Möwe kurz nacheinander die beiden Eier einer intoxizierten Möwe raubte, die sich auf ihren Rundläufen 1-2 m weit vom Nest entfernt hatte. Zwei weitere Nester, von denen ein Partner Chlorpromacin erhalten hatte, waren am folgenden Tag ebenfalls ausgeraubt und zerstört.

Der Gefahr der Plünderung unterlagen die Versuchsgelege in besonderem Maße, da hierfür der besseren Beobachtungsmöglichkeiten wegen stets relativ frei stehende Nester ausgesucht wurden. In einem Versuch über die Dauer des Weiterbrütens von ca 5o verwitweten Silbermöwen überdauerten eindeutig die versteckt angelegten Nester gegenüber

den frei liegenden Gelegen, die von oben gesehen werden konnten. Erstere wurden z.T. 14 Tage lang von einem Partner allein bebrütet oder die inzwischen geschlüpften Jungen betreut, wahrend letztere durchweg ausgeraubt und von Tag zu Tag weniger wurden.

Ein ♂, das die doppelte Dosis = 5o mg/kg Chlorpromacin erhalten hatte, zeigte auch während des folgenden Tages noch diese auffallenden Märsche und wurde nicht brütend beobachtet. Bei einem weiteren ♂ stand weniger das ruhelose Umhergehen als ein ganz ausgeprägtes, zeitweise nur durch Sekunden unterbrochenes "Herabstarren" (F. Goethe 1957) im Vordergrund. Der Vogel beugte den Kopf bis fast zwischen die Beine und verharrte einige Sekunden in dieser Stellung, als ob er seine Zehen aus nächster Nähe betrachten wollte. Leider liegen keine Vergleichsdaten über die Häufigkeit dieser Verhaltensweise vor der Medikamentengabe vor. Besonders auffallend war bei diesem Versuch, daß während oder nach dem Herabstarren sehr häufig das eine oder andere Bein geschüttelt wurde, wie um etwas abzuschleudern. Dieses Schütteln der Beine beim Herabstarren wurde nur bei diesem Tier, unter der Wirkung von 25 mg/kg Chlorpromacin, beobachtet.

Levomepromacin wirkte in Dosen von 25 mg und 5o mg/kg in allen 4 Versuchen in der gleichen Weise: Die Möwen verließen 12-3o min nach Aufnahme des Köders plötzlich, ohne vorherige Anzeichen von Unruhe, das Nest. Drei der Tiere würgten etwas schleimige Flüssigkeit aus und wischten daraufhin sehr ausgiebig den Schnabel am Boden ab.

Bei den Tieren, die 5o mg Levomepromacin erhalten hatten waren die Partner nicht anwesend. Diese Tiere gingen nach 2 bzw. 7 min zum Nest zurück und brüteten unauffällig weiter. Anfangs wurden lediglich Seiten und Scheitel des Kopfes in kurzen Abständen auf dem Rücken gerieben.

Fluphenacin und Butyrylperacin zeigten in Dosen bis 4,o bzw. 7,5 mg keine auffallenden Veränderungen des Verhaltens (Tab. 7). Größere Mengen dieser Substanzen wurden von den Tieren mit dem Köder nach kurzer Zeit wieder ausgewürgt.

| Versuch | Anzahl der Instinkt-handlungen pro Std. | Anzahl der Bruthand-lungen pro Std. | Beobachtungs-dauer in Std |
|---|---|---|---|
| Kontrollen (3) | 5,3 | 1,7 | 9 |
| Levomepromacin (4) | 6,5 | 1,8 | 8 |
| Fluphenacin (3) | 4,8 | 2,o | 1o |
| Butyrylperacin (5) | 5,9 | 2,2 | 14 |

Tab. 7: Verhaltensänderungen nach Phenothiacinen bei der Silbermöwe (Aus: M. Blösch, 1972).

Reserpin: Eine Möwe, die 3 mg Reserpin erhalten hatte, brütete zwar während der ganzen Beobachtungszeit von 6 Stunden ruhig und unauffällig, doch war das Nest am folgenden Tag ausgeraubt und zerstört. Ein Tier, das 4 mg Reserpin aufgenommen hatte, verließ das Nest nach 1 Stunde, würgte und trank und blieb dann 4 Stunden lang mit angezogenem Hals in der Nähe des Nestes stehen. Eine weitere

Möwe brütete nach 4 mg Reserpin 2 Stunden lang ruhig, verließ in der 2. Stunde kurz das Nest, um einen Eindringling zu verjagen, brütete dann zunächst wieder gut, ging aber in der 3. Stunde häufiger für einige Minuten vom Nest und flog dann sofort, nach Ankunft des Partners, auf große Distanz ab. Zwei weitere Möwen, die ebenfalls 4 mg Reserpin aufgenommen hatten, wurden nach 5o bzw. 1oo min abgelöst. Beide Tiere blieben noch einige Zeit im Revier und nahmen Nistmaterial auf, das sie aber nicht zum Nest trugen. Da auch diese beiden Nester, wie die übrigen der Reserpin-behandelten Möwen,am folgenden Tag ausgeraubt und zerstört waren, ist anzunehmen, daß das Brutverhalten auch durch Reserpin von 3 mg an (2,5 mg zeigten keine Wirkung), zeitweise erheblich gestört wird, obwohl bei diesen Dosen noch keine deutliche Ataxie vorlag und die sedierende Wirkung noch nicht so stark zutage trat wie bei 8o-1oo mg Phenobarbital.

Nach 1o mg Chlordiazepoxid (Librium) brütete eine Möwe unauffällig weiter, sie erhob sich zwar häufiger vom Nest und verließ es in 3 1/2 Stunden 4 mal für kurze Zeit. Das häufige Aufstehen kann aber auch als notwendiges Lüften der Eier bei der ungewöhnlich hohen Tagestemperatur gedeutet werden. Allerdings brütete eine weitere Möwe am gleichen Tag, nach ebenfalls 1o mg Chlordiazepoxid, 2 Stunden lang unauffällig, wurde dann abgelöst und flog zum Watt und kehrte nach 3 Stunden wieder zurück. Vierzig min nach der Aufnahme von 2o mg verließ eine Möwe das Nest und flog zum Strand. Sie kehrte nach 14 min zurück und blieb weitere 35 min ruhig neben dem Nest stehen, ehe sie sich

wieder deutlich kuschelnd zum Brüten niedersetzte. Als 2 1/2 Stunden später das ♀ eintraf, ging ihm das ♂ sofort entgegen, worauf das ♀ nach einigem Zögern weiterbrütete. Grobe Störungen der Motorik wurden nur bei einem Tier beobachtet, das mehr als 3o mg Chlordiazepoxid aufgenommen hatte. Dieses Tier stand 15 min später auf, um häufiger die Eier zu wenden und sich zu drehen, verließ nach 1 Stunde schwankend das Nest, stand etwas abseits und putzte sich einigemale. Nach 4 min kehrte der Partner zurück und ging sofort auf das verlassene Gelege, worauf das Versuchstier unmittelbar abflog. Nach 3 1/2 Stunden war es wieder zurück, hatte den Hals stark eingezogen und machte einen sedierten Eindruck. Bei Alarm flog es aber sofort auf und zeigte auch beim Gehen keine auffallenden Behinderungen.

Diazepam (Valium) rief in allen 6 Versuchen bereits in Dosen von 4,5 und 6 mg eine deutliche Wirkung hervor. Die Möwen verließen nach 7-42 min das Nest, schwankten beim Gehen meist deutlich, würgten vielfach und stocherten anschließend im Gras. Sie kehrten aber, sofern nicht der anwesende Partner weiterbrütete, bald wieder zum Gelege zurück. Eine Möwe ging nach 8 min wieder zum Nest, setzte sich nach weiteren 1o min, nachdem sie in geduckter Haltung auf dem Nest gestanden hatte, ohne zu kuscheln kurz nieder, erhob sich aber sofort wieder und verließ das Nest als 2 min später der Partner eintraf. Dieser ging nur sehr zögernd auf das Nest und verließ es bereits nach 3o min wieder, worauf sich das Versuchstier wieder deutlich kuschelnd niedersetzte. Im weiteren Verlauf wurde

nicht nach jedem Aufstehen gekuschelt, dafür spreizte die Möwe in auffallender Weise etwas die Flügel ab, wie es geschieht, wenn Junge gehudert werden. Eine andere Möwe, die ebenfalls 5 mg Diazepam erhalten hatte, ging nach 42 min taumelnd vom Nest, kehrte nach 1 min bereits wieder zurück, setzte sich kuschelnd und brütete 7o min lang unauffällig bis sie abgelöst wurde. Ein anderes Tier ging bereits nach 7 min vom Nest, würgte und stocherte im Gras, kehrte nach 2 min schwankend zurück und setzte sich ohne zu kuscheln auf das Gelege. Es entfernte sich erneut und stand mit eingezogenem Hals einige Minuten neben dem Nest, bis sich eine fremde Möwe näherte. Daraufhin eilte sie zum Nest und setzte sich diesmal deutlich kuschelnd nieder. Eine weitere Möwe brütete nach 6 mg Diazepam 35 min lang unauffällig weiter, verließ dann taumelnd das Nest und stand meist in geduckter Haltung abseits. Nach 48 min ging sie noch stark schwankend zum Gelege zurück und setzte sich ausgiebig kuschelnd nieder. Nach 2 Stunden erhob sie sich kurz und setzte sich wieder ohne zu kuscheln. Als nach 3 1/2 Stunden der Partner kam, verließ sie sofort das Nest, ging zum ♂ hin und bettelte kurz und kehrte 1 Stunde später, als das ♂ stumm vom Nest wegging, sofort wieder zum Brüten zurück.

Die Wirkung von Antidepressiva auf das Brutverhalten von Silbermöwen konnte aus Zeitgründen bisher nur in wenigen, orientierenden Versuchen untersucht werden.

5o mg <u>Noxiptilin</u> (Agedal$^{R}$) veranlaßten ein ♂, nach 16 min das Nest zu verlassen, zu würgen und am Boden zu

picken. Nach 67 min brütete dieses Tier wieder normal weiter, bis es wenig später abgelöst wurde. Außerhalb des Nestes, vor und nach der Ablösung, fiel ein sehr ausgeprägtes, zeitweise nur kurz unterbrochenes Herabstarren auf, wobei der Kopf stets besonders tief gehalten wurde. Beim Gehen und Stehen war der Hals immer eingezogen.

Nach 5o mg Dimethacrin (Istonil$^{R}$) erfolgte eine stetig zunehmende Unruhe, die zu häufigem Aufstehen vom Nest, dann zum Verlassen des Nestes führte bis schließlich nach 1 1/2 Stunden das Tier, ähnlich wie unter der Wirkung von Chlorpromacin, nur noch erregt am Nestrand umherlief und lediglich immer wieder Intention zum Niedersitzen zeigte.

Amitriptylin (Saroten$^{R}$, Laroxyl$^{R}$), bewirkte in Dosen von 2o und 3o mg bei 2 ♀♀ ein ganz anderes Verhalten. Beide Tiere verließen das Nest nach 5o bzw. 32 min, würgten und zeigten ein großes Trinkbedürfnis in Regenpfützen. Die zunächst normale Haltung der Tiere ging nach 1-2 Stunden in eine ausgesprochen gespannte Haltung über, wobei das Gefieder eng angelegt, der Körper steil aufgerichtet und der Hals lang ausgestreckt wurden. Sie bewegten sich nur sehr wenig und blieben bis gegen Ende der Beobachtungszeit fast völlig stumm. Eine der Möwen wurde sofort nach dem Verlassen des Nestes abgelöst, sie blieb danach etwa 5 Stunden lang neben dem brütenden Männchen stehen. Die andere Möwe ließ ihr Gelege über 5 Stunden lang unbedeckt bis das ♂ eintraf und sofort auf das Nest

ging. Auch Imipramin (Tofranil$^{R}$) bewirkte in Dosen von 5o und 25 mg ein baldiges Verlassen der Nester und ein starkes Trinkbedürfnis. Ein ♀, dessen Partner sofort weiterbrütete, nahm erst nach ca 1 Stunde die aufmerksam-gespannte Haltung ein, nachdem es bis dahin eher einen sedierten Eindruck gemacht hatte. Dieses Tier ging aber sehr viel häufiger umher als die beiden Tiere die Amitriptylin erhalten hatten. Es drohte fremden Möwen und wurde nach 4-5 Stunden etwas ruffreudiger, ging aber während 6 Stunden nicht mehr auf das Nest. Bei einem weiteren Versuch mit 25 mg Imipramin kam der Partner erst nach 2 1/2 Stunden und ging sofort auf das unbedeckte Nest. Das Versuchstier hatte bisher nur einigemale Intention zum Brüten gezeigt, nachdem es am Nest hin- und hergegangen war. Auch dieses Tier nahm später die gespannte Haltung mit lang gestrecktem Hals ein und erschien sehr aufmerksam. Beim Gehen führte es eigenartige, stark nickende Bewegungen mit dem Kopf aus. Nach 5 Stunden flog es schließlich zum Strand.

Lysergsäurediäthylamid (LSD) wurde zur besseren Dosierung vor den Versuchen in Wasser aufgelöst. Verschiedene Dosen von o,o25 mg bis ca o,15 mg zeigten indessen auf das Verhalten und Befinden der Silbermöwen keinerlei Wirkung. Isoliert gehaltene Zebrafinkenmännchen wurden erst nach o,73 mg/kg LSD etwas erregt und zeigten anhaltende Schüttelbewegungen der Flügel und des ganzen Körpers, ähnlich den Bewegungen beim Baden, und waren bei höheren Dosen nicht mehr fähig die Sitzstangen im Käfig

gezielt anzufliegen.

Das Psychotonikum Captagon$^{R}$ führte in der Dosis von 25 mg noch nicht zum spontanen Verlassen des Nestes, die Möwe erschien aber erregter und blieb nach einem allgemeinen Alarm 3o min lang in aufmerksamer Haltung sehr mißtrauisch neben dem Nest stehen, ehe sie normal weiterbrütete. Beim Eintreffen des Partners flog sie sofort weg, brütete aber nach 6 Stunden wieder normal. Eine andere Möwe verließ 2o min, nachdem sie 5o mg Captagon aufgenommen hatte, das Nest, würgte, trank und stand sodann 55 min neben dem Nest bis der Partner kam. Sie blieb daraufhin noch 2 1/2 Stunden stehen und flog dann weg.

3o min nach dem Kreislaufmittel Ephedrin$^{R}$ (o,o5 mg) erhob sich eine Möwe im Nest und senkte nach kurzer Zeit den Kopf fast ununterbrochen tief in die Nestmulde, wie bei einem pausenlosen Herabstarren. Sie begann dann auf der Stelle etwas zu trippeln, wurde allmählich unruhiger und führte schließlich auch kleine Schritte aus. Nach 5 1/2 Stunden kehrte das ♂ zurück, worauf das ♀ bettelte und das ♂ zu Brüten begann.

Die aufgeführten Versuche haben gezeigt, daß das Brutverhalten von freilebenden Silbermöwen durch neurotrope Substanzen der verschiedensten Wirkungsklassen nachhaltig gestört oder unterbrochen werden kann.

Hierbei können wir die folgenden, voneinander verschiedenen Reaktionsweisen unterscheiden:

1) Der abrupte und endgültige Abbruch des Brütens nach Chloralose,

2) der allmählich eintretende, aber reversible Verlust des Bruttriebes nach Barbiturat,
3) den langsam eintretenden, aber offenbar länger anhaltenden Ausfall des Bruttriebes nach Reserpin,
4) das Verlassen des Geleges als Folge von motorischer Unruhe nach Chlorpromacin und Dimethacrin,
5) das kurzfristige Verlassen des Geleges unter Anzeichen des Unwohlseins, vorwiegend um Teile des Köders wieder auszuwürgen, den Schnabel abzuwischen usw. nach Levomepromacin, Chlordiazepoxid, Diazepam und Noxiptilin,
6) das Verlassen des Nestes unter Anzeichen stundenlang anhaltender ängstlicher Gespanntheit nach Amitriptylin und etwas schwächer nach Imipramin, Captagon$^{R}$ und Ephedrin$^{R}$.

b) Beobachtungen an Hauskatzen: Von 3 Katzen, die etwa 1o Tage alte Junge hatten, versuchte eine, trotz schwerer Bewegungsstörungen nach 25 mg/kg Pentobarbital i.p. mit größter Anstrengung verschiedene Hindernisse zu überwinden, um zu den Jungen zu gelangen, sobald eines von ihnen rief. Dieses Tier säugte und betreute die Jungen trotz schwerer motorischer Störungen. Zwei weitere Katzen zogen ihre gleichalten Jungen gemeinsam auf. Hier wirkte der Hilferuf der verlassenen Jungen auf beide Mütter nur sehr schwach. Eine Katze zog sich unter leichter Pentobarbitalwirkung in eine Ecke zurück und überließ die Brutpflege mindestens 24 Stunden lang der anderen Katze. Auch als

diese entfernt wurde und die Jungen schrieen, ging sie nicht zu ihnen in das Nest. Dieses Tier zeigte 1o Tage später Anzeichen einer Virus-Erkrankung. In diesem Zustand säugte es die Kleinen nicht mehr, fauchte und schlug nach ihnen, wenn sie sich näherten.

## D. Sozialverhalten

### 1. Sozialverhalten der Silbermöwe am Brutplatz

In einer Silbermöwenkolonie sind neben dem eigentlichen Brutverhalten eine große Anzahl gegen Artgenossen gerichtete Verhaltensweisen zu beobachten, die das Zusammenleben einer großen Zahl von Individuen auf engem Raum ermöglichen. Die wichtigsten Verhaltensweisen sind hier jene des Erkennens und Zusammenhaltens der Brutpartner, die Revierverteidigung und die Kommunikationsweisen der Individuen innerhalb der Kolonie.

a) Kommunikation der Brutpartner: Bei der Silbermöwe besteht ein enger Zusammenhalt eines Paares bereits vor der Besetzung des Revieres. Die Partner gehen gemeinsam auf Nistplatzsuche, wobei das Männchen verschiedene, für den Nestbau geeignete Stellen durch "Würgeln" (rhythmisches Stoßen des Schnabels gegen den Boden, verbunden mit abgehackten, gurgelnden Lauten) anzeigt, worauf das herbeigeeilte Weibchen ebenfalls würgelt. Diese Verhaltensweise kann gegenüber anderen Möwen auch einen Anspruch auf das

entsprechende Gebiet andeuten und wird außerdem gelegentlich während der Brutablösung am Nest ausgeführt, wenn der Brutvogel bei der Annäherung des Partners das Nest nicht verlassen will.

Ein sehr auffallender und weithin hörbarer, stakattoartiger Ruf, der optisch durch ein weitausholendes Senken und anschließendes Hochreißen des Kopfes mit weitgeöffnetem Schnabel unterstrichen wird, ist das Jauchzen, dessen Bedeutung nicht ganz klar festzulegen ist, da sowohl der ankommende Partner als auch andere Möwen auf diese Weise "begrüßt" werden können. Nicht selten folgt das Jauchzen ohne erkennbaren Grund, z.B. aus der Schlafstellung heraus. Es kann als Antwort auf das Jauchzen anderer Möwen erfolgen und nicht selten jauchzen beide Partner eines Paares gemeinsam.

Eine weitere Begrüßungsweise der Partner untereinander ist das Betteln, das meist vom Weibchen ausgeht und aus einem ruckartigen Hochwerfen des geschlossenen Schnabels in geduckter Haltung, mit kurzem Hals, verbunden mit leisen, weichen Lauten, besteht. Fast immer antwortet das Männchen in der gleichen Weise, sodaß beide Tiere im sogenannten "Wechselbetteln" den Schnabel alternierend hochwerfen. Dieses Wechselbetteln ist stets vor einer Kopulation und häufig auch danach zu beobachten. Hierbei würgt das Männchen Futter aus dem Kropf hervor, das vom Weibchen aufgenommen wird. Bei anderen Gelegenheiten führt das Betteln nicht zum Füttern des Weibchens. Das Betteln wird ebenfalls vor der endgültigen Revierbesetzung

häufig ausgeführt und hat offenbar eine stark beschwichtigende, den Zusammenhalt des Paares fördernde Wirkung. Dieses Verhalten wird gelegentlich bei der Brutablösung allein, oder vor und nach dem Würgeln am Nest beobachtet, vor allem dann, wenn das Weibchen das Nest verläßt und dem Männchen entgegenläuft.

Die Aufforderung zur Brutablösung geschieht in der Regel durch den nichtbrütenden Partner, der sich unter langgezogenen, katzenartigen Nestrufen mit vorgestrecktem Kopf, abwärts gerichtetem und leicht geöffnetem Schnabel, dem Nest nähert. Mitunter geht die Aufforderung zur Ablösung auch vom brütenden Partner aus, der dann stumm das Nest verläßt, worauf der andere, meist ebenfalls stumm, gelegentlich unter Nestrufen, zum Gelege geht. Das Verlassen des Nestes als Aufforderung zur Ablösung ist aber im Normalfall sehr selten, wogegen die Tiere unter Drogenwirkung sehr viel häufiger in dieser Weise das Nest verlassen.

b) Kommunikation in der Kolonie: Die auffallendsten Rufe, die man beim Betreten einer Silbermöwenkolonie hört, sind die lauten, wie "Kiau" klingenden Angriffsrufe. Brütende Möwen werden auf diese Laute hin sofort aufmerksam. Wenn die Rufe aus der unmittelbaren Nähe kommen, stehen die Tiere fluchtbereit vom Nest auf, verlassen es oder fliegen mit anderen Möwen auf und warnen mit heiser klingenden, rhythmischen Gagaga-Rufen. Die Möwen landen bald wieder in ihrem Revier, warnen noch weiter und gehen, je nach dem Grad der Erregung, früher oder später auf ihre Nester

zurück. Ein wie Kiu klingender Stimmfühlungsruf entspringt nach N. Tinbergen (1958) keiner besonderen Stimmung, ist aber sehr ansteckend.

Der Revierbesitz wird angezeigt durch Drohschreiten, Würgeln und unmittelbare Attacken gegen eingedrungene Möwen. Beim Drohschreiten geht der Revierinhaber in hoch aufgerichteter Haltung und schräg abwärts gerichtetem Schnabel auf den Eindringling zu, der darauf sofort flieht. An den Reviergrenzen stehen sich benachbarte Männchen oft über eine Stunde lang in Drohhaltung gegenüber, die gelegentlich durch Grasrupfen - eine ritualisierte Nestbauhandlung - oder durch Schnabelhiebe, Beißen und andere Tätlichkeiten unterbrochen wird. Außerhalb des Reviers, an den Ruheplätzen und bei der Nahrungssuche, ist die Silbermöwe gegen Artgenossen kaum aggressiv und wahrt lediglich einen geringen Individualabstand.

c) Wirkung von Pharmaka auf das Sozialverhalten: Das Kommunikationsverhalten zwischen Partnern und Kolonienachbarn wird durch Pharmaka weit weniger beeinflußt als das Brutverhalten.

Unter der Wirkung von Phenobarbital sind sämtliche sozial bedeutsamen Verhaltensweisen noch erhalten, mit Ausnahme des Nestrufes, der von den Versuchstieren nicht mehr ausgestoßen wird, da sie selbst nicht mehr brüten wollen. Er wird aber auch als Signal zur Ablösung von der auf dem Nest sitzenden intoxizierten Möwe nicht mehr "verstanden", wenn sich der Partner unter Nestrufen zur Brutablösung nähert. Beginnt der Partner, am Nest ange-

kommen, zu würgeln, so würgelt das Versuchstier sitzend oder stehend ebenfalls, beginnt das Weibchen zu betteln, so bettelt das Männchen flüchtig mit. Auf den Nestruf gibt es dagegen keine akustische Antwort, außer der, das Nest zu verlassen. Würgeln, Betteln und vor allem das Jauchzen sind mit differenziertèn Bewegungen verbunden, die die stark intoxizierten Möwen oft nur sehr undeutlich ausführen können. Besondere Schwierigkeiten bereitet das Hochreißen des Kopfes beim Jauchzen, das entweder mur angedeutet oder in einer stark überschießenden Bewegung ausgeführt wird, während die Rufe selbst weitgehend unverändert klingen.

Nach der Gabe von Chloralose konnte keine Begegnung der Partner am Nest beobachtet werden, da die Versuchstiere schon bald nach Eintritt der Wirkung geringerer Dosen das Revier verließen. Unter den Phenothiacinen rief nur Chlorpromacin auffallende Verhaltensänderungen hervor. Levomepromacin, Fluphenacin und Randolectil, die trotz einer kurzen Unterbrechung das Brüten nicht wesentlich beeinträchtigten, hatten auch keinen Einfluß auf die am Nest zu beobachtenden sozialen Verhaltensweisen. Sämtliche Laute und Gesten bei der Ablösung und Begrüßung der Partner, sowie die Reaktionen auf Jauchzen und Warnrufe anderer Möwen, wurden situationsgerecht und in normaler Häufigkeit ausgeführt. Das Betteln konnte zwar nicht beobachtet werden, doch dürfte dies bei der relativ geringen Zahl von Versuchen zufallsbedingt sein, da es auch normalerweise selten auftritt. Aber auch unter der aktivierenden Wirkung von Chlorpromacin waren der Bruttrieb und die

sozialen Verhaltensweisen am Nest nicht ausgelöscht, obwohl die Tiere infolge einer großen motorischen Unruhe nicht mehr brüten konnten. Für das Fortbestehen der Brutwilligkeit spricht vor allem, daß die Tiere die unmittelbare Nestnähe nicht verließen, sich immer wieder wenigstens für Augenblicke auf das Gelege setzten und zeitweilig fast pausenlos Intentionsbewegungen zum Niedersetzen auf das Nest zeigten. Das Jauchzen wurde recht häufig ausgelöst, allein und zusammen oder nach dem Jauchzen anderer Möwen. Bei der Ankunft des Partners verließ das Versuchstier das Nest meist sofort, es wurden aber auch Ablösungen mit Würgeln nach dem Nestruf des Partners beobachtet. In einem Fall sammelte das eben abgelöste Weibchen, das 25 mg Chlorpromacin aufgenommen hatte, mehrmals Nistmaterial und brachte es unter Nestrufen zum Nest, wo es anschließend mehrmals mit dem brütenden Männchen würgelte.

In 4 von 5 Versuchen mit Reserpin verließen die Möwen das Nest nach einiger Zeit, gleichgültig, ob der Partner anwesend war oder nicht. In einem Fall ging die Möwe unmittelbar nach der Ankunft des Partners vom Nest, ohne daß dabei besondere Verhaltensweisen auftraten. Rufe und Verhaltensweisen außerhalb des Nestes, wie Jauchzen, Warnen, Stimmfühlungsrufe, waren nicht beeinträchtigt.

Die geringste Störung des Brutverhaltens, trotz deutlicher Gangstörungen, wurden nach Chlordiazepoxid und Diazepam beobachtet. Die Versuchstiere kehrten immer wieder bald - zuweilen noch schwankend - auf das Gelege zurück und brüteten weiter, doch ist auch hier die Bereit-

schaft, abgelöst zu werden, sehr groß. Zu direkten Kontakten der Partner am Nest kam es dabei nur bei 2 Tieren die Diazepam erhalten hatten. Die Ablösung am Nest verlief völlig normal, die Versuchstiere (2 ♀♀) bettelten gegen das Männchen, ein Weibchen würgelte außerdem zusammen mit dem Männchen. Die übrigen sozialen Verhaltensweisen außerhalb des Nestes waren ebenfalls nicht auffallend verändert.

Noxiptilin bewirkte gleichfalls ein zeitweiliges Verlassen des Nestes. Während dem Aufenthalt im Revier jauchzte ein Männchen mehrmals, würgte und putzte sich. Besonders auffallend war eine lange anhaltende Periode mit häufigem Herabstarren. Auch dieses Tier unterbrach das Brüten sofort, als das ♀ eintraf und sich mit Nestrufen näherte.

Die Wirkung von 5o mg Dimethacrin entsprach weitgehend der Chlorpromacinwirkung. Das Tier wurde zunehmend unruhiger und verließ immer häufiger das Nest. Als der Partner kam ging auch diese Möwe sofort und stumm vom Nest.

Amitriptylin und Imipramin versetzten dagegen die Möwe in einen Zustand, der am besten als ängstliche Gespanntheit bezeichnet werden kann, da die aufrechte Körperhaltung, der lange Hals, das eng anliegende Gefieder und das aufmerksame Umhersehen genau dem Verhalten von aufgestörten, beunruhigten Möwen entsprach, die nach einem Alarm vorsichtig zum Nest zurückgekehrt sind und sich mißtrauisch umsehen, ehe sie sich wieder zum Brüten setzten. Beide Tiere, die Amitriptylin erhalten hatten,

reagierten während ihres 5-stündigen Wachestehens weder auf Jauchzen noch auf Würgellaute des Partners. Erst am Ende der Beobachtungszeit, unmittelbar vor seinem Abflug, jauchzte eine der beiden Möwen beim Anflug des Partners. Die Tiere putzten sich und würgten anfangs einigemale, entfernten sich dabei aber nur wenige Schritte vom Nest. Bei dem leisen Geräusch, das beim Niederlegen des Protokollheftes im Zelt verursacht wurde, flogen beide erschreckt auf, bei einem Geräusch, das bisher noch niemals die Möwen beunruhigt hatte. Eines der Tiere ließ nach der Rückkehr den Stimmfühlungsruf "kiau" hören, das andere blieb stumm.

Nach Imipramin (25 und 5o mg) wurde die aufmerksame Haltung erst nach ca 1 und 3 Stunden eingenommen. Zuvor liefen die Tiere, die schon nach 15 und 8 min das Nest verlassen hatten, leicht aktiviert, unter eigenartig nickenden Kopfbewegungen im Revier umher und tranken auffallend viel Regenwasser. In dieser Phase jauchzten die Tiere noch hin und wieder, später, als sie starr und aufmerksam wurden, waren sie stumm. Erst nach 5 1/2 Stunden warnte eines der Tiere bei einem vorüberfliegenden Flugzeug und jauchzte kurze Zeit später.

Auch nach Captagon$^{R}$ unterbrachen 2 Möwen das Brüten und standen in aufmerksamer Haltung neben dem Nest. Ein Weibchen, das 5o mg Captagon erhalten hatte, bettelte, als der Partner kam und sich dem Nest näherte, nachdem es 2 1/2 Stunden völlig stumm neben dem Gelege gestanden hatte. Ein anderes Weibchen wurde nach 25 mg Captagon

äußerst mißtrauisch und ängstlich. Es bemerkte, im Gegensatz zu den anderen Möwen, die Filmkamera, erhob sich daraufhin und stand 3o min lang aufmerksam neben dem Nest, ehe es wieder brütete. Bei einem Nießen im Zelt, von dem andere Möwen niemals Notiz genommen hatten, stand es unter Warnrufen auf, flog schließlich kurz in die Höhe und brütete erst nach 15 min wieder. Als das ♂ kam, flog es sofort weg, kehrte nach einer Stunde zurück und blieb ständig mit langem Hals, aufmerksam umhersehend in der Nähe des Nestes. Als das Gelege bei einsetzender Springtide naß wurde, flog das Männchen weg und das Weibchen ging sofort zum Nest. Es konnte aber erst nach Ablaufen des Hochwassers die weggeschwemmten Eier wieder ins Nest einrollen und brütete danach normal weiter.

o,o5 mg Ephedrin riefen bei einem Weibchen ein Verhalten hervor, das sowohl motorische Unruhe als auch erhöhte Aufmerksamkeit erkennen ließ. Die Möwe erhob sich nach 23 min auf dem Nest und starrte in den nächsten 6o min fast pausenlos in das Nest herab. In den folgenden 3 Stunden wurde das Tier etwas unruhiger. Es verließ das Nest, trippelte minutenlang auf der Stelle und ging in ganz engen Kreisen, ohne einen Laut, am Nest umher. Als nach 5 1/2 Stunden das ♂ kam, bettelte das ♀ zweimal, blieb aber - jetzt vorwiegend in aufrechter, aufmerksamer Haltung unmittelbar am Nest stehen - während das ♂ sogleich weiterbrütete.

Die Reaktion auf Warnrufe, Jauchzen, den Nestruf und die Verhaltensweisen bei der Ablösung, werden nur durch

solche Pharmaka eindeutig gehemmt, die das Bild der ängstlichen Gespanntheit hervorrufen. Diese Tiere blieben über Stunden völlig stumm und antworteten weder auf Jauchzen, Würgeln des Partners, noch auf Kontakt- und Warnrufe. Nach zahlreichen Substanzen war der Bruttrieb zeitweilig stark vermindert, d.h. die Tiere verließen ihre Nester bereits vor oder unmittelbar nach der Ankunft des Partners, sodaß es zu Begegnungen am Nest und dem gemeinsamen Würgeln oder Betteln nur in wenigen Fällen kam (z.B. nach Phenothiacinen, Diazepam, Captagon, Ephedrin). Da hier das ♀ aber zumindest bettelte, ist ein völliger Ausfall dieser Verhaltensweisen auch nach den anderen Substanzen kaum anzunehmen, zumal die übrigen Verhaltensweisen erhalten blieben und selbst beim völligen Ausfall des Bruttriebes nach Phenobarbital dieses Begrüßungsverhalten am Nest neben den übrigen Kommunikationsweisen erhalten blieb.

d) Revierverhalten: Es war stark von den äußeren Bedingungen abhängig, d.h. davon, ob ein Verteidigungsfall eintrat oder nicht. Das Revierverhalten ließ sich daher am wenigsten quantifizieren. Am Ende der Brutperiode, zu dem sämtliche Besuche auf Mellum stattfanden, waren die Revierverhältnisse fest gefügt, vor allem kannten sich die Nachbarn gegenseitig und respektierten die Grenzen, sodaß es nur selten zu Auseinandersetzungen unter den Reviernachbarn kam. Häufiger gaben dagegen fremde Möwen Anlaß zur Verteidigung des Reviers, die mehr zufällig innerhalb der Kolonie landeten. Hierbei handelte es sich

vorwiegend um junge, noch nicht ganz ausgefärbte Tiere, die noch nicht brüteten. Diese Eindringlinge ließen sich entweder durch Drohschreiten oder durch Anfliegen über eine Strecke von wenigen Metern sehr leicht und ohne Gegenwehr wieder vertreiben. Die Revierverteidigung übernimmt stets der nicht brütende Partner, sofern er im Revier anwesend ist. Die brütende Möwe verläßt dagegen nur selten einmal kurz das Gelege, um einen Eindringling zu verjagen.

Das Revierverhalten wurde vornehmlich ebenfalls durch Amitriptylin und Imipramin unterdrückt, d.h. von Substanzen, die ängstliche Gespanntheit und hohe Fluchtbereitschaft hervorriefen. Hierzu wurde in den Protokollen mehrfach das Ausbleiben von Aggressionen gegenüber eingedrungenen fremden Möwen ausdrücklich festgestellt. In den leichteren Erregungszuständen, die durch Captagon und Ephedrin bewirkt wurden, haben wir ebenfalls kein Revierverhalten beobachtet, doch läßt die geringe Zahl von nur 3 Versuchen keine endgültige Aussage über das Fortbestehen der Aggressivität zu.

Demgegenüber wurde die Revier- und Nestverteidigung in den Zuständen vorwiegend motorischer Erregung nach Chlorpromacin durchaus nicht aufgehoben. Ein ♀ versuchte mehrmals - wenn auch ohne Erfolg - durch schnelles Herbeieilen und Anfliegen eine die Eier raubende Möwe vom Nest zu vertreiben, die daraufhin auch jedesmal floh, aber dennoch die beiden Eier aus dem unbedeckten Nest erbeutete. Vor der fast ständig umhergehenden mit Chlor-

promacin behandelten Möwe flohen alle Eindringlinge schon auf weite Distanz, sodaß bei den Versuchstieren hierbei kein deutliches Aggressionsverhalten sichtbar wurde. Als eindeutig aggressiv waren aber die Versuche zu deuten, niedrig überhin fliegende Möwen zu beißen.

Auch in dem ganz ähnlichen Zustand motorischer Erregung nach Dimethacrin blieb die Verteidigungsbereitschaft gut erhalten. Ein ♂ verteidigte sein Revier allerdings ausschließlich durch heftiges Würgeln dicht vor dem Eindringling, unterstützt vom ♀, das in einiger Entfernung brütete.

Eine erhöhte Aggressivität trat nach Chlordiazepoxid und deutlicher noch nach Diazepam hervor. Unter der Wirkung von Diazepam nahmen die Tiere, vor allem nach dem Abklingen der leichten motorischen Störungen, jede Gelegenheit zu Angriffen gegen eingedrungene Möwen wahr. Häufig pickten sie oder sprangen flatternd nach Möwen, die niedrig über sie hinwegflogen - ein Verhalten, das im Normalzustand kaum zu beobachten ist.

Nach den übrigen Substanzen, Phenothiacinen, Reserpin, Noxiptilin, die lediglich zu einer kurzen Unterbrechung des Brütens führten, war auch das Revierverhalten nicht verändert. Selbst unter der Wirkung neurotoxischer Dosen von Phenobarbital duldeten die Möwen keine Eindringlinge im Revier, obwohl sie selbst ja überhaupt nicht mehr brüteten.

## 2. Kontaktsitzen und soziale Gefiederpflege beim Zebrafinken

Als eine weitere soziale Verhaltensweise wurde das Kontaktsitzen der gesellig lebenden Zebrafinken untersucht. Diese, in Australien beheimateten, zur Familie der Prachtfinken (Estrildidae) gehörenden Vögel suchen in der Ruhe gerne paarweise engen körperlichen Kontakt, wobei sie sich häufig gegenseitig das Gefieder, vorwiegend in der Kopf-Nackenregion, kraulen. Der Antrieb für dieses Kontaktsitzen ist sehr groß, sodaß dieses Verhalten im Experiment bei längere Zeit isoliert gehaltenen Zebrafinken, selbst durch sehr unnatürlich Attrappen, leicht ausgelöst werden kann (Abb. 14, Fotos).

a) Beobachtungen im Schwarm: Bei den, in einem kleinen Schwarm in einer Volière lebenden Vögeln nahm, unter der Wirkung der geprüften Pharmaka: Phenobarbital, Chlorpromacin, Fluphenacin, Noxiptilin, Amitriptylin und LSD die Summe aller Verhaltensweisen deutlich ab, nur nach Reserpin blieb sie in der normalen Höhe bestehen. Gleicherweise nahm auch die Häufigkeit des Kontaktsitzens in Relation zum jeweiligen Gesamtverhalten ab, mit Ausnahme von Chlorpromacin und Fluphenacin, unter deren Wirkung eine Zunahme dieser Verhaltensweise beobachtet wurde. Das Kraulen des Partners war nur nach Reserpin leicht vermehrt, nach allen anderen Substanzen nahm dieses Verhalten deutlich ab. Die Tiere, die Noxiptilin, Lyogen und LSD erhalten hatten, kraulten den Partner

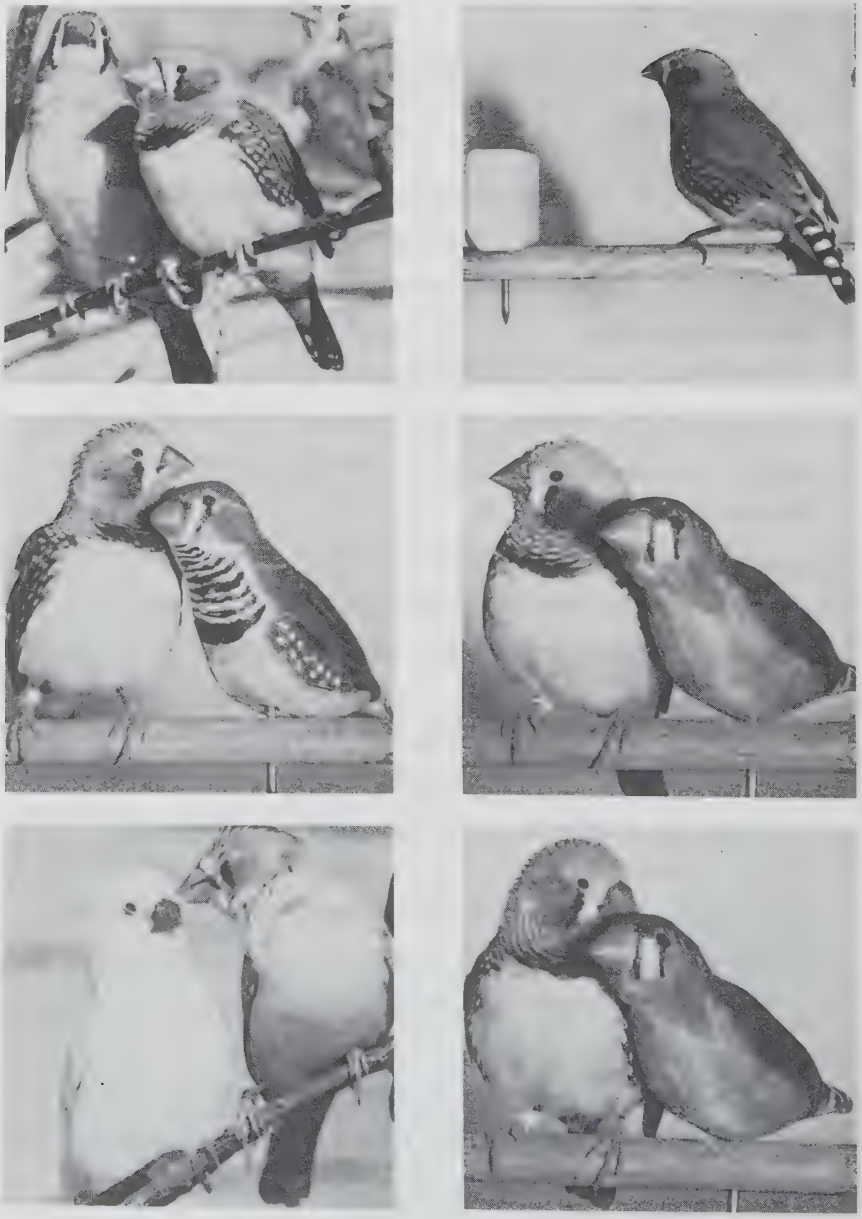

Abb. 14: a) Kontaktsitzen beim Zebrafinken, ♂ und ♀
b) Ansingen eines Quaders
c, d) Kontaktsitzen mit Attrappen
e, f) Soziale Gefiederpflege mit Partner und Attrappe

nicht mehr und suchten auch ihrerseits keinen Kontakt. Mit Ausnahme von Phenobarbital wurden alle behandelten Tiere häufiger gekrault als im drogenfreien Zustand.

Das gesamte Verhalten, insbesondere aber die sozialen Verhaltensweisen, werden in der Volière von zahlreichen Faktoren beeinflußt, wie z.b. den augenblicklichen Revierverhältnissen, dem Verhalten des Partners und der übrigen Vögel, dem Vorhandensein eines Nestes, von Eiern oder Jungen usw., sodaß für eine statistische Bearbeitung des Auftretens einzelner Verhaltensweisen eine sehr große Zahl von Daten vorliegen müßte.

b) Versuche mit Attrappen: Um diese Einflüsse wenigstens teilweise auszuschalten, haben wir das Sozialverhalten unter Verwendung von Attrappen an 4 Zebrafinken untersucht, die in kleinen Käfigen von 8o x 4o x 6o cm längere Zeit hindurch isoliert gehalten wurden. Wir haben uns hierbei auf die Untersuchung der Wirkungen von Phenobarbital und Sauerstoffmangel beschränkt.

Die Käfige befanden sich in einer gut belüfteten EEG-Ableitekammer, in der sie durch ein Einwegfenster kontrolliert werden konnten. Sie enthielten 4 Sitzstangen, auf denen 8 Positionen, in denen sich der Vogel aufhalten konnte, festgelegt waren. Vier weitere Positionen kennzeichneten verschiedene Bereiche an den Käfigwänden, am Käfigboden und an den Futter- und Wassernäpfen. Registriert wurden die Anzahl der Wechsel zwischen den einzelnen Positionen, sowie der Aufenthalt bei jeder

vollen Minute in 15-Minuten Perioden. Der Standort der Attrappe entsprach der Position 3. Abb. 15 zeigt die Mittelwerte der Aufenthalte der Zebrafinken mit und ohne Attrappe im Normalzustand, sowie unter der Wirkung von 26-45 mg/kg Phenobarbital. Die hochsignifikante Bevorzugung der Nähe der Attrappe, mit der meist enger Körperkontakt bestand, geht aus der Darstellung deutlich hervor. Der größeren Inaktivität unter der Wirkung von Phenobarbital entsprach eine größere Affinität zur Attrappe.

Bei Sauerstoffmangel, nach Einleiten von Stickstoff in die Ableitekammer, unter Kontrolle der $O_2$-Konzentration, blieb die Kontaktbereitschaft mit der Attrappe signifikant (1% - Niveau) bis zu den extremen Werten von 7% $O_2$ in der Atemluft erhalten. Unterhalb von 7% Sauerstoff konnten sich die Tiere nicht mehr auf der Stange halten und fielen flatternd und schwer atmend zu Boden (Abb. 16).

Aus den Barbituratversuchen geht deutlich hervor, daß selbst der stark sedierte Vogel sich sofort nach dem Einbringen der Attrappe nähert. Es kann sich also nicht nur um ein passives Sitzenbleiben am Ort, der schon vor dem Eintritt der vollen Wirkung aufgesucht wurde, handeln. Für den Sauerstoffmangel konnte diese Feststellung nicht getroffen werden, da nach dem Öffnen der Kammer zum Einbringen der Attrappe die Sauerstoffkonzentration erst wieder innerhalb von 2-5 min abgesenkt werden mußte. Dennoch verhielten sich die Versuchstiere nach Barbiturat

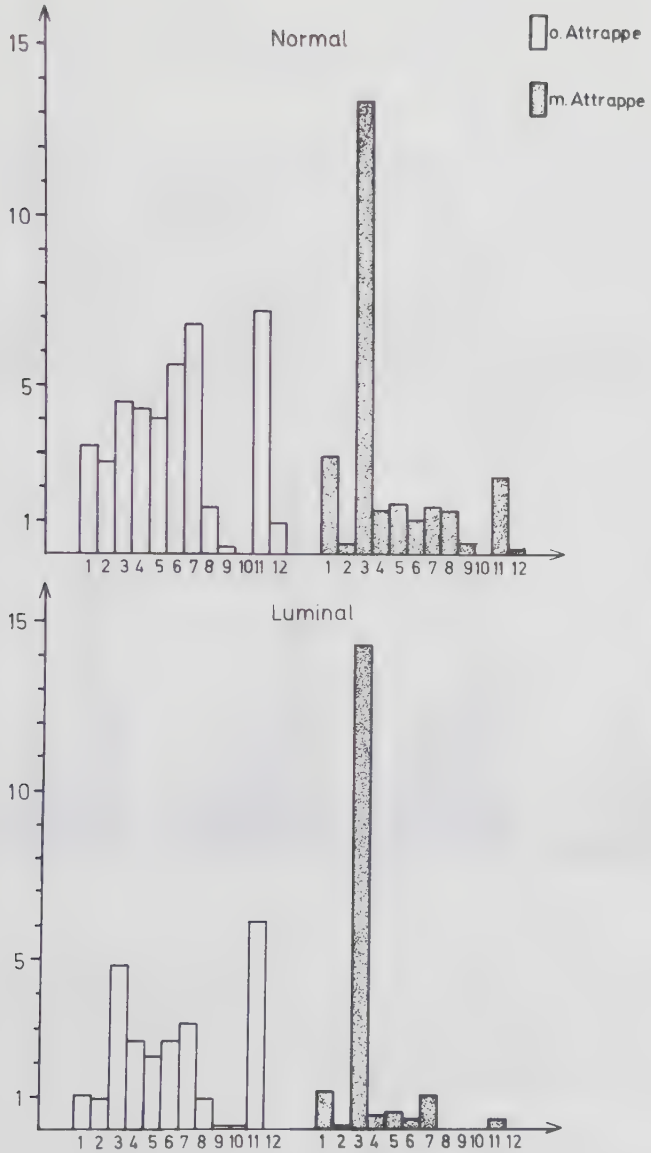


Abb. 15: Verteilung der Aufenthaltsorte von Zebrafinken pro 15 min mit und ohne Attrappe, vor und nach Phenobarbital (Luminal). Die Attrappe gefindet sich in Position 3.

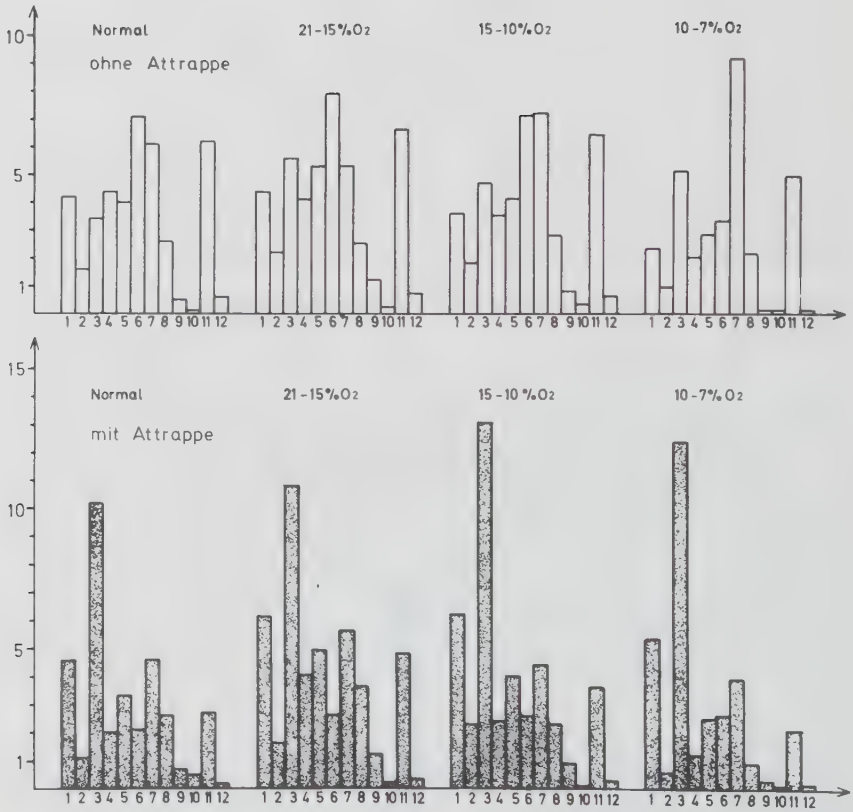


Abb. 16: Mittlere Verteilung der Aufenthaltsorte von Zebrafinken pro 15 min unter verschiedenen Stufen des Sauerstoffmangels. Die Attrappe befindet sich in Position 3.

oder bei $O_2$-Mangel der Attrappe gegenüber recht passiv, da sie diese weder ansangen noch kraulten.

3. Reaktion unbehandelter Tiere gegenüber den verhaltensgestörten Artgenossen

Einzelheiten der Reaktionen unbehandelter Tiere auf experimentell veränderte Verhaltensweisen ihrer Partner und Artgenossen sind in den vorigen Abschnitten schon erwähnt worden. Es sollen hier deshalb nur einige prinzipielle Feststellungen hervorgehoben werden.

a) Silbermöwen am Nest: Die Minderung des Bruttriebes der Silbermöwe durch verschiedene Pharmaka wirkt sich vor allem auf das Zeremoniell bei der Ablösung aus. Genügt in vielen Fällen bereits die Ankunft des Partners im Revier oder seine stumme Annäherung, daß der behandelte Vogel das Nest verläßt, so sind erhebliche Anstrengungen des Partners notwendig, den durch Phenobarbital sedierten Partner zur Ablösung aufzufordern. So werden die Annäherungen mit Nestrufen in kurzen Abständen aus verschiedenen Richtungen beharrlich wiederholt; es kommt dabei häufig zum Wechselbetteln und fast immer zu gemeinsamem Würgeln am Nest. Ein Männchen hatte aber erst Erfolg, als es das intoxizierte Weibchen gewaltsam vom Nest wegdrängte.

Andererseits werden die Aufforderungen des Partners zur Ablösung an das Versuchstier durch mehrfaches Weglaufen vom Nest nicht beachtet. In einigen Fällen flog

der Partner schließlich ab, gleichgültig, ob das Versuchstier sich dem Nest zuwandte oder nicht.

Wenn der heimkehrende Partner das Nest unbedeckt fand, brütete er meist sofort, wenn auch gelegentlich nach einigem Zögern, da sich die zurückkehrenden Möwen in der Regel erst ausgiebig putzen. Dem in der Nähe stehenden Partner gegenüber verhielt sich die unbehandelte Möwe, als wäre diese nicht anwesend.

b) Übrige Verhaltensweisen in der Möwenkolonie: Revierfremde Eindringlinge flohen in jedem Fall vor den auf sie zuschreitenden Versuchstieren, selbst wenn ihr Gang schwankend und unsicher war. In keinem Fall wurde auch eine intoxizierte Möwe angegriffen, solange sie in ihrem Revier blieb.

Überraschend war vor allem die fehlende Reaktion der Partner und Nachbarn auf die in angespannt-ängstlicher Haltung fluchtbereit stehenden Möwen, unter der Wirkung von Amitriptylin, da die frühzeitige Erkennung und gegenseitige Warnung vor Gefahren ja einer der wichtigsten Vorteile des Brütens in Kolonien darstellt. Das Mißtrauen und die erhöhte Vorsicht, die die Haltung dieser Tiere ausdrückte, beunruhigte die Nachbarn und Partner in keiner Weise, sie verhielten sich ruhig und erschienen völlig entspannt. Nur das plötzliche stumme Auffliegen der Versuchstiere bei leisen Geräuschen im Zelt veranlaßte auch die Nachbarn zur sofortigen Flucht. Es ist anzunehmen, daß sich die Nachbarn an das ängstliche

Verhalten der Versuchstiere schnell gewöhnt hatten, da einzelne unbehandelte Individuen, die am Zelt eine Bewegung gesehen haben und mißtrauisch wurden, durch ihr Verhalten die ganze Umgebung in der Kolonie in Erregung hielten. Wahrscheinlich trug auch das Fehlen von Warnrufen zum Ignorieren der Versuchstiere bei.

c) Zebrafinken im Schwarm: Die verschiedenen Pharmaka riefen im Wesentlichen alle eine Reduktion der Zahl der Verhaltensweisen einzelner Zebrafinken im Schwarm hervor. Wieweit diese Verhaltensänderungen sich auf das Verhalten des Partners und der übrigen Schwarmmitglieder auswirkt, ist noch nicht in vollem Umfang systematisch untersucht worden. Es trifft aber sicherlich zu, daß der Partner eines sedierten Zebrafinken ebenfalls ruhiger wird und daß das Kontaktsitzen und das soziale Kraulen des Versuchstieres zunehmen. Wenn ein Männchen nach der Aufnahme von Chlorpromacin seinen Nistkasten und dessen nächste Umgebung nicht mehr wie bisher verteidigt, übernimmt das Weibchen, das bis dahin kaum aggressiv war, diese Aufgabe, wie ein deutliches Ansteigen der Zahl der Angriffe und des Drohens zeigen. Ein Zebrafink, der sich z.b. nach LSD oder Amitriptylin vorwiegend auf dem Käfigboden bewegt und stereotyp umherpickt, bewirkt, daß sich die anderen Tiere ebenfalls häufiger auf dem Boden aufhalten. Besondere Verhaltensweisen, wie etwa eine erhöhte Zahl von Aggressionen gegen einen sedierten oder am Boden hüpfenden, aufgeplusterten, sich häufig schüttelnden Zebrafinken, waren indessen nicht zu beobachten.

# V. Andere Formen des Verhaltens

## A Endogene Rhythmik

### Zirkadiane Rhythmik der Waldmaus

Das Verhalten vieler Wildtiere wird von einer ausgeprägten endogenen Rhythmik mitbestimmt, die den Wechsel von Aktivitäts- und Ruheperioden im Tageslauf mit großer zeitlicher Präzision steuert. Wir haben die zirkadiane Rhythmik einer Waldmaus (Sylvaemus sylvaticus L.) von Dezember bis März fortlaufend mit dem Aktivitätsmeßgerät "Animex" registriert. In diesem Zeitraum wechselten Perioden von je 1o Tagen, in denen dem Tier abwechselnd reines Trinkwasser oder Wasser geboten wurde, das 5o oder 75 mg/1oo ml Phenobarbital-Na enthielt. Die Maus lebte in einem Glaskäfig von 5o x 35 x 36 cm, der mit einem kleinen Schlafkasten ausgestattet war, worin sie vor Beginn der Messungen aus Laub und trockenem Gras ein Schlafnest errichtet hatte. Die Messungen erfolgten in einem ungeheizten, von Tageslicht beleuchteten Raum, der nur zur Kontrolle und Fütterung in den Vormittagsstunden betreten wurde. Registriert wurde die Anzahl der Kontakte in jeweils 15 min.

a) Verlauf der Aktivitätsperioden: Die Aktivitätsperioden änderten sich im Laufe der Zeit mit der Zunahme der Tageslänge. Im Dezember waren 3 Phasen gesteigerter Aktivität, am frühen Abend von 16.3o h bis 17.45 h, in der Zeit von 21 bis 24 h und von 3 bis 5 h vorherrschend. Im Februar/März waren 4 Aktivitätsperioden zu unterscheiden, von 17.3o h bis 18.3o h, von 22.3o h bis 24.3o h, von 3 bis 5 h und von 6 bis 7.15 h (Abb. 17).

An den Tagen, an denen das Trinkwasser Phenobarbital enthielt, war die Gesamtaktivität des Tieres von durchschnittlich 3oo ± 84 Impulsen auf 24o ± 66 Impulsen pro Tag zurückgegangen. Der bedeutendste Unterschied liegt aber darin, daß nach der Barbituratauf nahme, die täglich vor allem zu Beginn der Aktivität erfolgen dürfte, die einzelnen Aktivitätsperioden sich nicht mehr so deutlich voneinander abgrenzen, sondern ineinander überfließen.

b) Beginn und Ende der Aktivität: Die Waldmaus beginnt ihre abendliche Aktivität fast stets genau zur gleichen Zeit. Vom 11. bis 21. Dezember verließ sie ihren Schlafkasten täglich zwischen 16.3o h und 16.45 h, nur an 2 Tagen lag der Aktivitätsbeginn um maximal 15 min früher. Demgegenüber streut das Ende der Aktivität in den Morgenstunden über einen großen Bereich zwischen 4.45 h und 6.3o h mit 2 Extremwerten um 1.45 h und 2.oo h.

In der folgenden Phenobarbital-Periode liegen Beginn und Ende der Aktivität nicht mehr so dicht beisammen. Die Maus wird erst etwa 15 min später aktiv und die

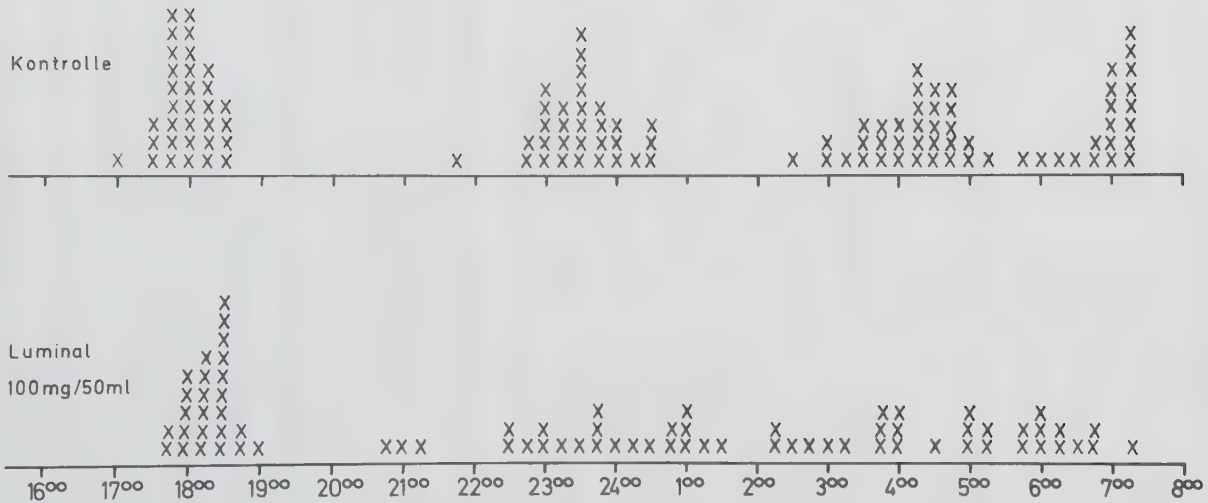


Abb. 17: Zirkadiane Aktivitätsperioden der Waldmaus im Februar/März, normal und unter dem Einfluß von Phenobarbital.
x = mehr als 1o Impulse/15 min.

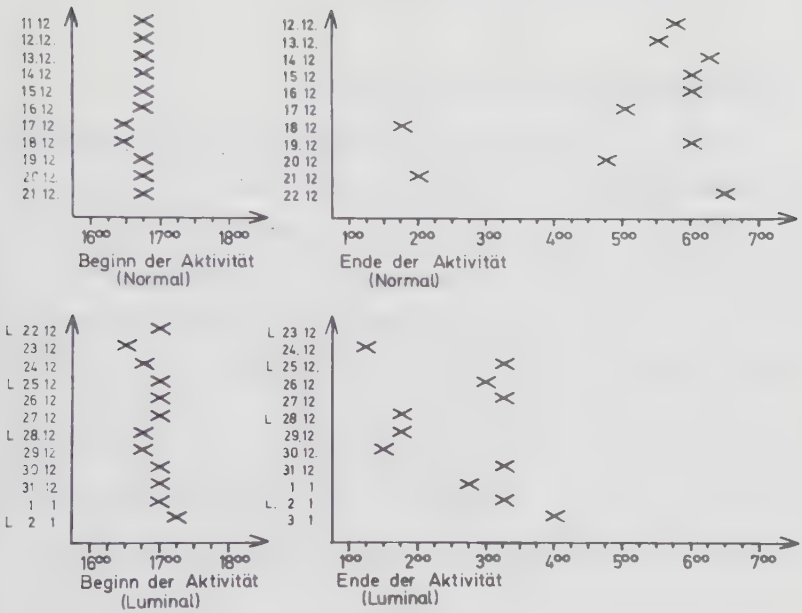


Abb. 18: Beginn und Ende der Tagesaktivität der Waldmaus, normal und unter dem Einfluß von Phenobarbital (Luminal).

Anfangszeiten streuen zwischen 16.30 h und 17.45 h. Das Aktivitätsende tritt schon viel früher ein und schwankt an den einzelnen Tagen zwischen 1.15 h und 4.00 h (Abb. 18).

## B Höhere zerebrale Leistungen

### 1. Einfache Wahlversuche mit Katzen

Über die Fähigkeit von Katzen, einfache optische Zeichen von anderen zu unterscheiden und die Störung dieser Leistung in Abhängigkeit von der Barbituratkonzentration im Blutserum hat D. Schug (1972) in seiner Dissertation berichtet. In diesen Versuchen haben es 4 Katzen gelernt, den mit einem positiven Zeichen (Kreuz) versehenen Deckel von einem Futternapf abzuwerfen und die anders gekennzeichneten Näpfe nicht zu berühren. Nach dem Wiedererlangen der Gehfähigkeit nach einer Pentobarbital-Narkose, ist die Fehlerzahl zunächst hoch, sie wird aber in den folgenden Stunden rasch geringer und erreicht im Mittel 14 Stunden post injectionem wieder das Ausgangsniveau. In diesem Zeitraum nimmt der Barbituratspiegel im Serum nur relativ langsam um durchschnittlich 33% des Gipfelwertes ab. Die Fehlerkurve vom Beginn der Gehfähigkeit bis zum ersten fehlerfreien Durchlauf verläuft viel steiler als die Rückbildungskurve der Barbituratkonzentration (Abb. 19). Damit ist lediglich ein qualitativer Zusammenhang zwischen beiden Kurven gegeben. Die Fehlerzahl korreliert dagegen viel besser mit der Geschwindigkeit, in der sich die klinischen Symptome, wie z.B. die Gangunsicherheit zurückbilden, die sich anhand der Anlaufzeit der Katze vom Startpunkt bis zum Berühren

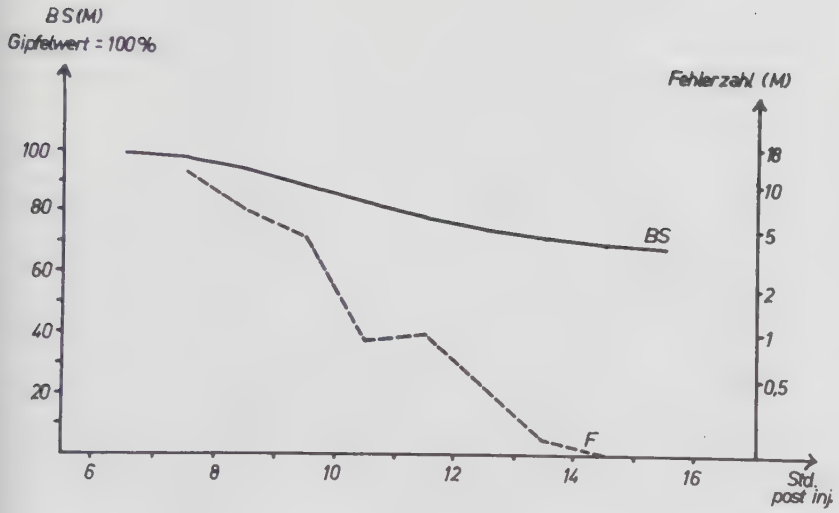


Abb. 19: Korrelation zwischen dem Barbituratspiegel im Serum und der Fehlerzahl in Wahlversuchen bei der Katze (Aus: D. Schug, 1972)

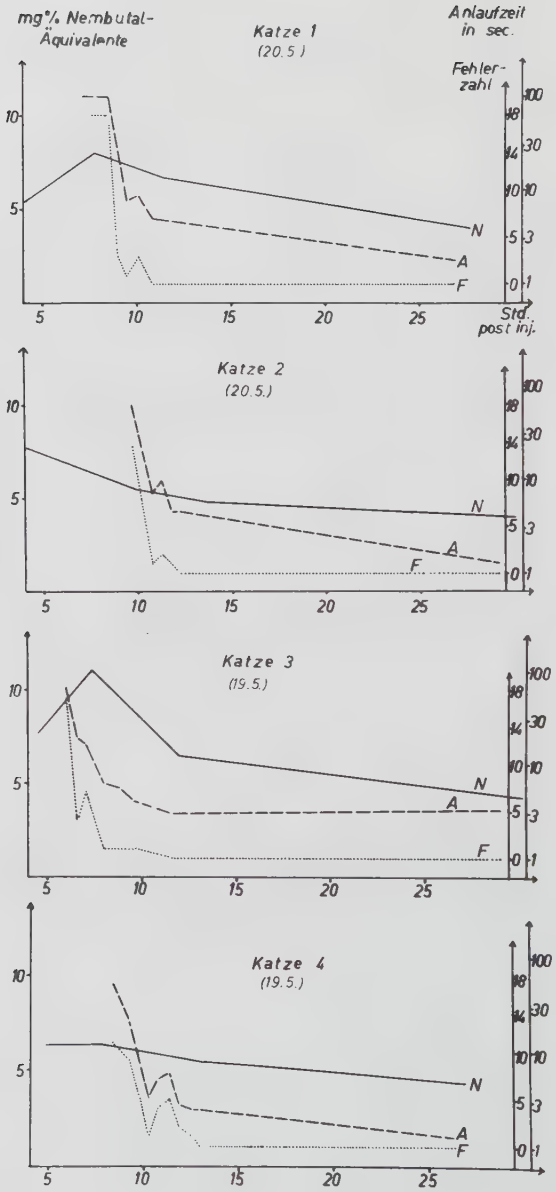


Abb. 2o: Verläufe von Barbituratkonzentration im Serum, Anlaufgeschwindigkeit und Fehlerzahl bei vier Katzen. (Aus: D. Schug, 1972)

eines der Deckel widerspiegeln (Abb. 2o).

Die Aufgabe wird somit nur im Zustand der schweren Intoxikation nicht fehlerfrei bewältigt. Sobald die erheblichen Gangstörungen und andere neurotoxischen Symptome abgeklungen sind, vermag die Katze sofort wieder, d.h. ohne erneutes Lernen, das richtige Zeichen zu erkennen.

## 2. Generalisation von Gleich und Ungleich

Die Unterscheidung zwischen gleichen und ungleichen Mustern stellt bedeutend höhere Anforderungen an die Katze als das Erkennen und Behalten eines einzigen Zeichens. Dementsprechend dauert die Dressur viel länger und die Aufgabe wird niemals völlig fehlerfrei beherrscht.

Die Katze hat hierbei, neben 3 gleichen Zeichen (Kreuze, Dreiecke, Vierecke, Kreise) das 4., ungleiche, auszuwählen und den damit gekennzeichneten Deckel von einem Futternapf abzuwerfen, um eine Belohnung zu erhalten. Ein mit einem Kreuz versehener Napf kann in einem Versuch neben beispielsweise 3 Quadraten positiv, im darauf folgenden Versuch bei 3 Kreuzen und 1 Quadrat dagegen negativ sein.

Wir führten diesen Versuch mit 2 Katzen aus, die, nachdem sie mit der Versuchsanordnung vertraut waren, von anfangs 12,5 und 11,o Fehlern in 1o Versuchen, allmählich ein Niveau von 9,5 und 7,7 Fehlern in je 1o Läufen erreichten.

12-15 Stunden nach einer i.p. Injektion von 4o mg/kg Pentobarbital waren beide Tiere im Käfig noch etwas verlangsamt, sie liefen im Beobachtungsraum aber behende und mit nur geringen Koordinationsstörungen der Hinterbeine umher. Eines der Tiere machte in diesem Stadium, in 3 x 1o Läufen im Mittel, 16,3 Fehler (gegenüber 9,5 Fehlern vor der Injektion) und 6 Stunden später 17,3 Fehler/1o Versuche. 38 Stunden nach der Barbituratgabe verbesserte sich die Fehlerzahl auf 1o,5/1o Versuche. Zu diesem Zeitpunkt darf nach früheren Beobachtungen angenommen werden, daß sich die Barbituratkonzentration wieder nahezu dem Nullpunkt genähert hat. Von dem 2. Tier waren keine genauen Daten zu erhalten, da es stets nach 1-2 Fehlversuchen das Interesse an der Versuchsanordnung verlor und sich abwandte.

Dieser Versuch hat aber dennoch klar gezeigt, daß kompliziertere Aufgaben erst später, entsprechend der Rückbildungsgeschwindigkeit der Intoxikation mit Pentobarbital reproduziert werden können als die einfachen Aufgaben aus dem oben erwähnten Versuch.

## VI. Diskussion

Das Ziel dieser Arbeit war der Versuch, eine Übersicht über die Auswirkungen von Störungen der normalen Hirntätigkeit, die beim Menschen das klinische Bild des Durchgangs-Syndroms hervorrufen, auf ein breites Spektrum angeborener Verhaltensweisen bei Tieren zu gewinnen. Hierbei ergeben sich vor allem die folgenden Fragen:

1) gibt es eine Abstufung des Ausfalls einzelner Anteile des angeborenen Verhaltens,
2) welche Anteile einer Instinkthandlung werden angegriffen,
3) auf welchem Wege werden mögliche Verhaltensänderungen bewirkt.

Es waren somit die einzelnen Bereiche des Verhaltens mit ihren vielgestaltigen Elementen ebenso zu beachten, wie die Angriffspunkte, die das angeborene Verhalten durch seine Gliederung in endogene Bereitschaft, Appetenz, Auslösung und Endhandlung bietet.

Die körperlich-begründbaren Psychosen, wozu die Durchgangs-Syndrome als reversible Funktionspsychosen gehören, stellen nach H.H. Wieck die unspezifischen Äußerungsformen spezieller Hirnerkrankungen dar. Dies bedeutet, daß bei ganz unterschiedlichen Erkrankungen des Gehirns stets etwa die gleichen psychiatrischen Symptome auftreten, wie vor allem eine Verlangsamung der

seelisch-geistigen Abläufe, Gedächtnisstörungen, Störungen des sinnlichen Wahrnehmens, der Denkfunktionen, des inneren Wahrnehmens sowie des Fühlens und Wollens. Der Patient erscheint, der Schwere des zugrunde liegenden Krankheitsprozesses entsprechend, mehr oder weniger stark verlangsamt, an der Umwelt desinteressiert, antriebsarm, mitunter desorientiert und ohne eigene Initiative. Gelegentlich kommt es aber auch zu produktiven Symptomen, vor allem zu Halluzinationen, Erregtheit, Aggressionen, ausgeprägte Schuldthematik usw.

Von den zahlreichen Ursachen, die Funktionspsychosen mit dieser Ausgestaltung hervorbringen, haben wir in Tierversuchen ausschließlich exogene Intoxikationen mit Schlafmitteln und Psychopharmaka und in wenigen Fällen Hypoxien angewendet. Vor allem die Barbiturate zeigten in ihrer Wirkung bei allen untersuchten Tierarten immer das gleiche, dem klinischen Durchgangs-Syndrom entsprechende Bild: sie wurden zunehmend inaktiv, teilnahmslos, verharrten in der Ruhe- oder Schlafstellung; meist machten sich neurotoxische Störungen bemerkbar. Psychopharmaka riefen neben einer Sedierung auch produktive Zustände hervor, wie motorische Erregung und ängstliche Gespanntheit.

Nachdem H.H. Wieck und Mitarbeiter (1962) die Abhängigkeit der Schwere des Durchgangs-Syndroms bei Barbituratvergiftungen von der im Blutserum nachgewiesenen Barbituratkonzentration nachgewiesen haben, untersuchte diese Arbeitsgruppe in mehreren Studien die Zusammenhänge

zwischen den Konzentrationen von Barbituraten und Alkohol (K.A. Flügel und Mitarbeiter, 1972; A. Taghavy, in Vorbereitung) im Blutserum auf eine Reihe von neurophysiologischen Parametern, sowohl in Tierversuchen als auch in klinischen Untersuchungen am Menschen. Eine Parallelität der Dynamik der Intoxikation und der neurophysiologisch meßbaren Funktionsstörung war in jedem Fall nachzuweisen, wenn auch der individuell sehr unterschiedliche Anstieg der Serumkonzentration einen direkten, quantitativen Zusammenhang verbarg.

Da diese physiologischen Grundbeziehungen der Barbituratwirkung und der Funktionsstörung des Gehirns bei Tier und Mensch als identisch anzusehen sind, ist es auch zulässig, die von der Funktion abhängigen Leistungen miteinander zu vergleichen.

Im klinisch angewendeten Syndromtest nach F. Böcker lassen sich die Schweregrade des Durchgangs-Syndroms am besten anhand der Leistungsminderungen messen, die an das Gedächtnis und an die Geschwindigkeit des Verstehens, Denkens und Handelns gebunden sind. Im Tierversuch sind vergleichbare Leistungen nur durch die Reproduktion erlernter Reaktionen zu prüfen. Unsere von D. Schug (1972) veröffentlichten Ergebnisse, sowie die in der vorliegenden Untersuchung dargestellten Befunde zeigen deutlich, daß die Leistungsfähigkeit in den erlernten Unterscheidungsreaktionen hinsichtlich der Fehlerzahl und der Handlungsgeschwindigkeit im experimentell erzeugten Durchgangs-Syndrom nach den gleichen Gesetzmäßigkeiten vermindert wird wie beim Menschen.

In der Literatur wird allerdings auch auf Verbesserungen der Leistung in Dressurversuchen und auf höhere Antwortraten nach geringeren Barbiturat- oder Alkoholdosen hingewiesen. Als mögliche Ursachen für diese Leistungszunahmen werden Vigilanzänderungen (B.L. Jacobs und P.B. Farel, 1971), eine Hemmung der Angst (J.G. Bainbridge, 1968, R. Kumar, 1968) oder auch eine selektive Hemmung der motorischen Reaktionen, die das Weglaufen verhindern,(C. Morpurgo, 1965) diskutiert. Alle diese Verbesserungen werden aber nur nach einmaligen Gaben von geringen, stimulierend wirkenden Dosen beobachtet, die noch keine neurotoxische Wirkung haben.

1. Auswirkungen auf die verschiedenen Verhaltensbereiche

Die Nahrungsaufnahme war bei allen von uns geprüften Tierarten nur in den schwersten Phasen der Intoxikation unterbrochen. Spätestens mit dem Wiedererlangen der Gehfähigkeit war die Motivation zur Nahrungsaufnahme stark genug, daß die Katzen lebende Ratten töteten und verzehrten oder die Versuchsanlage mit Futterbelohnung aufsuchten. Zu diesem Zeitpunkt war auch durch die elektrische Reizung des lateralen Hypothalamus die Beutefanghandlung oder das Fressen aus dem Futternapf wieder auszulösen. Die Zielstrebigkeit der Nahrungssuche, sowie die Menge des aufgenommenen Futters, entsprach durchaus dem erwarteten Hunger- oder Sattheitsgrad der Tiere unter Berücksichtigung der letzten Nahrungsaufnahme - wenn auch Ermüdungserscheinungen viel eher auftraten als im Normal-

zustand. Die einzelnen Handlungsfolgen waren im spontanen Verhalten, den individuellen Eigenarten entsprechend, nicht verändert. Bei der elektrischen Auslösung des Beißens der Ratte war die Reihenfolge der bei den einzelnen unterschwelligen Reizstufen aktivierten Verhaltenselementen dagegen verändert. Eine Auflösung und Neukombination von paarweise auftretenden Verhaltenselementen, nach zahlreichen Psychopharmaka bei der Katze, wurde von S. Norton (1969) vor allem im Verhalten gegenüber dem Menschen beschrieben.

Eine Vernachlässigung der Körperpflege ist beim Menschen oft eines der ersten Anzeichen eines leichten Durchgangs-Syndroms. Bei Tieren, insbesondere bei Vögeln, waren Körperpflegehandlungen dagegen selbst in erheblichen Barbiturat- oder Medikamentenvergiftungen noch vorhanden und in ihrer Häufigkeit kaum vermindert. Wenn auch die Körperpflege beim Menschen mit den meist notwendigen umfangreichen Vorbereitungen und dem Gebrauch von Hilfsmitteln einen ungleich höheren Energieaufwand erfordert, so ist aber gerade bei den schwimmfähigen Möwen die Körperpflege, insbesondere das Einfetten des Gefieders ganz elementar lebenswichtig und daher wohl schon mit einem sehr viel stärkeren Antrieb ausgestattet, der die hemmende Wirkung von Barbituraten durchbricht. Schüttelnde Bewegungen, wie sie beim Baden der Vögel auftreten, gehören zu den wenigen produktiven Wirkungen von Drogen (LSD) beim Zebrafinken.

Putzhandlungen, die während des Erkundungsverhaltens

von Ratten auftreten, werden als Übersprungbewegungen angesehen. Tatsächlich spricht die Flüchtigkeit, mit der diese Bewegungen häufig ausgeführt werden, für diese Deutung. Neben dem kurzen, oft nur angedeuteten Putzen, sind aber auch längere Perioden der Körperpflege zu beobachten, wobei oftmals der ganze Körper gründlich bearbeitet wird. Alle Putzbewegungen werden mit dem Mund oder den Vorderbeinen (Putzen des Kopfes) durchgeführt, Kratzbewegungen mit den Hinterbeinen sind hierbei äußerst selten und kommen offenbar als Anteil des Übersprungputzens nicht vor.

Die beiden Theorien über die Entstehung von Übersprungbewegungen, als Ausfluß von im Überschuß gebildeter zentraler Energien (A. Kortland, N. Tinbergen) oder als Ergebnis einer Enthemmung (J.J.A. Van Iersel, und A.C.A. Bol; P. Sevenster), setzen eine starke Erregung mit erhöhter emotioneller Aktivität voraus. Wenn wir annehmen, daß Barbiturate dämpfend auch auf emotionelles Geschehen wirken, so ist zu erwarten, daß die aus der Konfliktsituation resultierenden Übersprungbewegungen unter der dämpfenden Wirkung von Pentobarbital geringer werden, wie R.W. Brimblecombe (1963) und K. Blum (197o) bereits nachgewiesen haben. Tatsächlich verringert sich die Putzaktivität nach einer Barbituratbehandlung signifikant, solange die Barbituratwirkung anhand von Bewegungsstörungen noch festzustellen ist. Da die Motilität und die effektiven, anhaltenden Putzhandlungen unter der Barbituratwirkung unverändert hoch bleiben,

muß die Abnahme des kurzen Übersprungputzens an die Dämpfung der emotionellen Systeme gebunden sein. Es ist nun denkbar, daß von hier aus sowohl weniger "überschüssige" Energie gebildet wird, die auf andere Bahnen überspringen kann, als auch daß eine Enthemmung des Putzens durch das gestörte Gleichgewicht zwischen Angst und Neugier erfolgt, in der Weise, daß bei abnehmender Angst und gleichbleibender Neugier weniger Putzhandlungen "frei" werden. Nach unseren Ergebnissen schließen wir uns eher dieser letzten Auslegung an, vor allem, da die Übersprunghandlungen weder bei der experimentell motorisch erregten, noch bei der medikamentös ängstlich gestimmten, fluchtbereiten Möwe auftraten, in Situationen also, in denen ebenfalls eine Zunahme der zum "Überspringen" führenden zentralen Erregung zu erwarten ist. Übersprungputzen trat indessen nur in wirklichen Konfliktsituationen auf. Zur endgültigen Klärung dieser Frage sind aber noch weitere Untersuchungen an einem größeren Material, verbunden mit neurophysiologischen Methoden, notwendig.

Das Fortpflanzungsverhalten wurde, sowohl durch sedierend als auch durch aktivierend wirkende Substanzen, ausschließlich negativ beeinflußt. Keine der geprüften Substanzen hatte eine Verbesserung, etwa ein intensiveres Brüten oder eine lebhaftere Balz zur Folge. In diesem Verhaltensbereich führen schon geringe Änderungen im Befinden der Tiere zu einschneidenden Ausfällen. Der Kanarienhahn stellte bei Sauerstoffmangel in der Atem-

luft und unter der Wirkung von Phenobarbital zuerst den durch eine Attrappe ausgelösten Balzgesang und die weiteren Balzhandlungen ein, während Kontaktrufe, Körperpflege und Nahrungsaufnahme noch erhalten blieben. Das gleiche wurde auch beim Zebrafinken nach zahlreichen Psychopharmaka festgestellt. Diese Tiere näherten sich zwar auch unter der Wirkung von Phenobarbital noch den Attrappen und sangen vermehrt in ihrer Anwesenheit, doch handelt es sich hierbei sicher nicht um einen Balzgesang, wie auch aus den fehlenden Balzhandlungen zu erkennen ist, sondern um einen "ungerichteten Gesang", der nach C.J.O. Harrison, (1962) und K. Immelmann, (1968) keine sexuelle Bedeutung hat.

Bei der Silbermöwe wurde das Bebrüten der Eier, sowohl unter der sedierenden Wirkung der Barbiturate, als auch unter aktivierend wirkenden Substanzen unterbrochen. Hierdurch wurde die Beeinflußbarkeit dieser Instinkthandlung aus ganz verschiedenen Richtungen deutlich:

1) allgemeiner Vigilanzverlust, wobei die sozialen Verhaltensweisen noch auslösbar sind,
2) vorübergehendes Unwohlsein mit dem Bedürfnis zu erbrechen,
3) Motorische Unruhe bei erhaltenem Bruttrieb,
4) ängstliche Gespanntheit, die auch andere soziale Verhaltensweisen, sowie die Körperpflege, völlig hemmt.

Das Brutpflegeverhalten wird aber nicht in jedem Fall als einzige Verhaltensweise in den durch Pharmaka

bedingten Durchgangs-Syndromen selektiv gehemmt. Mit Ausnahme der Barbiturat- und vielleicht der Chloralose-intoxikation wird allein schon aus dem Verhalten der Silbermöwe am Brutplatz deutlich, daß der Bruttrieb durchaus nicht vollständig und isoliert ausgelöscht ist, denn die Tiere zeigen ja immer noch eine gewisse Affinität zum Nest, verteidigen das Revier und fliegen meist erst dann weg oder verlassen das Gelege im Augenblick der Ankunft des Partners. Es ist also anzunehmen, daß durch die einzelnen Substanzen andere Stimmungen hervorgerufen werden, die mit dem Bruttrieb in Konkurrenz treten. Die nach Amitriptylin und Imipramin ängstlich gespannte Möwe bringt sich selbst nicht etwa durch Wegfliegen aus der vermeintlichen Gefahrenzone in Sicherheit, sondern hält stundenlang direkt an ihrem Nest Wache, wenn auch hierbei die Eier auskühlen. Bei vielen Substanzen, die Würgen oder Erbrechen auslösen, mag allein diese Wirkung und das damit verbundene Unwohlsein zum Verlassen des Nestes führen. Allein unter der Barbituratwirkung scheinen die Möwen jegliches Interesse am Gelege verloren zu haben. Sie verlassen zwar den Nestbereich ebenfalls nicht, was allerdings auch durch die starke Sedierung bedingt sein kann, sie verteidigen aber noch das Revier und verhalten sich dem Partner gegenüber weitgehend normal. Die Revierverteidigung kann jedoch auch unabhängig vom intakten Bruttrieb erfolgen, da die Reviere ja schon lange vor der Eiablage und dem Brutbeginn besetzt und verteidigt werden (F. Goethe, 1956; N.Tinbergen, 1958).

So könnte aus dem Verhalten durchaus auf den völligen Ausfall des Bruttriebes unter der Barbituratwirkung geschlossen werden, wenn nicht jenes dreijährige Männchen, stark intoxiziert und trotz der Anwesenheit des Weibchens zum Nest gegangen wäre, um regelrecht zu brüten. Leider wurde es versäumt, von diesem Gelege ein Ei auf das Stadium der Bebrütung hin zu untersuchen. Im Hinblick auf das jugendliche Alter des Männchens und die Lage des Nestes, ganz am Rande der Kolonie, darf aber mit einiger Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß dieses Gelege erst später als die anderen gelegt wurde. Nach den Beobachtungen von R.H. Drent (1967) an Silbermöwen, ist der Wärmebedarf der Embryonen zu Beginn ihrer Entwicklung am größten, er nimmt dann allmählich ab, da sie mit zunehmendem Alter selbst in einem gewissen Umfang zur Wärmeproduktion fähig werden. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß der Bruttrieb diesen Erfordernissen angepaßt und am Anfang der Bebrütung stärker ausgebildet ist als am Ende. Somit könnte im vorliegenden Fall der stärkere Bruttrieb am Beginn des Brütens das Brutverhalten trotz der Intoxikation noch ermöglicht haben, während er bei den weiter fortgeschrittenen Bruten dazu nicht mehr stark genug ist. Da alle unsere Versuche gegen Ende der Brutzeit, oft nur wenige Tage vor dem Schlüpfen der Jungen stattfanden, wäre es lohnend, die Frage der abnehmenden Intensität des Bruttriebes durch einen Vergleich mit der Barbituratwirkung am Anfang der Brutperiode zu untersuchen.

Einen Hinweis darauf, daß sich die Intensität der Brutpflege den jeweiligen Erfordernissen anpaßt, finden wir auch im Verhalten unserer Katzenmütter. Die vorbildliche Mutter suchte ihre rufenden Jungen auch unter starkem Barbiturateinfluß, trotz einiger schwer zu überwindenden Hindernissen, zielstrebig auf, während jede der beiden Katzen, die ihre gleichalten Jungen gemeinsam aufzogen und abwechselnd säugten, auf das Rufen der Jungen im drogenfreien Zustand erst nach langem Zögern, und unter der Barbituratwirkung, sowie während einer Viruserkrankung, überhaupt nicht reagierten.

In der Literatur sind Einwirkungen von Pharmaka auf das Fortpflanzungsverhalten nur spärlich beschrieben worden - mit Ausnahme gezielter Eingriffe in den Hormonhaushalt. Der Grund dafür mag darin liegen, daß sich dieser Verhaltensbereich vorwiegend aus komplizierten Handlungsketten aufbaut, die sowohl von inneren als auch von äußeren Einflüssen sehr leicht zu unterbrechen sind. Das Fortpflanzungsverhalten ist daher für Routineuntersuchungen unter standardisierten Bedingungen weniger gut geeignet.

Das mütterliche Verhalten von Ratten gegenüber ihren Jungen wird nach S. Franková (1972) unter der Wirkung von Amphetamin für lange Zeit unterbrochen, während der die Tiere unter stereotypen Kopfbewegungen erregt umherlaufen, sich putzen usw. Nach Chlorpromacin war das mütterliche Verhalten ebenfalls reduziert, die Tiere lagen meist passiv außerhalb des Nestes. W. Schleidt (1961)

untersuchte bei brütenden Truthühnern das aggressive (Nestverteidigung) und mütterliche (Betreuung der Jungen, Führlaute) Verhalten mit Hilfe von Attrappen. W. Schleidt fand nach Harmalin eine Zunahme der mütterlichen Aktivitäten und nach Reserpin und Thiopropazat eine Minderung des aggressiven Verhaltens, sodaß aus dem bestehenden ambivalenten Zustand ebenfalls das mütterliche Verhalten überwog. Das Sexualverhalten von Rattenmännchen wurde nach G. Bignami (1966) durch eine große Anzahl von Psychopharmaka lediglich in seiner Intensität entweder gesteigert (geringe Dosen von LSD, D-Amphetamin) oder gehemmt (höhere Dosen LSD, D-Amphetamin, Nicotin), während es von einigen anticholinergisch wirkenden Substanzen (Skopolamin, Benacticin) auch völlig unterdrückt wurde.

Die sozialen Verhaltensweisen, die das Zusammenleben von Silbermöwen mit dem Partner und den Nachbarn regeln, erwiesen sich gegenüber den angewandten Pharmaka als recht stabil. Außer dem Nestruf, der ja eng an das Brutverhalten gebunden ist, wurden die übrigen, der Kommunikation dienenden Laute und Gesten selbst von stark sedierten und ataktischen Möwen noch richtig verstanden und ausgeführt. Völlig gehemmt wurden dagegen alle Verhaltensweisen, vornehmlich und am auffallendsten das gesamte Sozialverhalten, durch Amitriptylin und Imipramin. Neben der aufmerksamen Haltung, die die Tiere nach diesen Substanzen einnahmen, entsprach auch die damit verbundene Hemmung aller übrigen Verhaltensweisen genau dem Bild einer unbehan-

delten, fluchtgestimmten Möwe, nachdem sie eine Gefahr erkannt hat. Erstaunlich war hierbei die geringe Wirkung, die zwei Möwen im Zustand einer stundenlang andauernden ängstlichen Gespanntheit auf die übrigen Koloniemitglieder ausübten. Einige Möwen flogen zwar erschreckt mit den Versuchstieren auf, doch beruhigten sie sich danach sehr schnell wieder und brüteten in entspannter Haltung, obwohl der Anblick der fluchtbereiten Artgenossen weiterhin Gefahr signalisieren mußte. Möglicherweise fehlten zur Aufrechterhaltung der Fluchtstimmung die entsprechenden Alarmrufe. Es ist aber dennoch bemerkenswert, wie schnell die Fluchthaltung der behandelten Möwen ihre anfängliche Bedeutung für die anderen Tiere verlor, da doch das frühzeitige Erkennen und gegenseitige Warnen vor Gefahren durch die Aufmerksamkeit vieler Individuen als einer der besonderen Vorteile des Brütens in Kolonien angesehen wird. Desgleichen wurden die Warnrufe derjenigen Möwen, die in unmittelbarer Nähe des Zeltes brüteten und z.B. durch die Bewegungen der Filmkamera häufiger beunruhigt wurden, von den übrigen Tieren bald kaum noch beachtet, da für sie keine unmittelbare Gefahr zu erkennen war. Diese Beobachtungen weisen auf die selbst bei Vögeln vorhandene Plastizität und Anpassungshähigkeit des Verhaltens hin. Sicherlich lernen die Tiere im Laufe der Brutzeit ihre Umgebung und die hier auftretenden Gefahren so genau kennen, daß sie nicht mehr auf jedes Signal und auf jeden entfernten Alarmruf hin reagieren. Auch in den anderen Bereichen des Sozialverhaltens stellt sich

zwangsläufig eine gewisse Gewöhnung ein, an den Partner und an die Nachbarn, an das Nest und an das Revier mit seiner näheren Umgebung, sodaß bei einer späteren Begegnung der Partner am Nest durchaus nicht mehr alle Zeremonien der Begrüßung und der Beschwichtigung ablaufen müssen, die am Beginn der Brutperiode noch notwendig waren. Hieraus erklärt sich auch die reibungslose Fortführung des Brutgeschäftes durch den zurückkehrenden Partner, wenn das Versuchstier ohne Aufforderung das Nest sofort verläßt, bereits verlassen hat, in aktiviertem Zustand ziellos umherläuft oder in ängstlicher Gespanntheit fast regungslos verharrt.

Auch die Reviergrenzen werden den Nachbarn allmählich bekannt und gegenseitig respektiert, wodurch die Zahl der Revierkämpfe abnimmt. Andererseits sind aber auch Grenzübertritte von Nachbarn möglich, die fremden Möwen niemals gestattet werden. Diese Beobachtungen sind somit ein Beispiel dafür, wie zunächst streng nach den Regeln instinktiver Abläufe aufgebaute Verhaltensweisen allmählich durch Lerneffekte und Gewöhnung mehr und mehr beeinflußt werden und ihren ursprünglichen Triebcharakter verlieren. Die Bedeutung gut eingefahrener Handlungen im Ablauf von Instinkthandlungen wird auch durch das Verhalten eines Möwenweibchens belegt, dessen Eier entfernt wurden: Nach der Rückkehr wenige Minuten später, setzte sich die Möwe, durch die vorausgegangene Störung und Flucht noch sichtlich erregt, wieder auf das leere Nest, wobei es anhaltend und ausgeprägt kuschelte. Nach kurzer

Zeit erhob es sich wieder, verließ das Nest und führte beim erneuten Niedersitzen wiederum die typischen kuschelnden Bewegungen, gewissermaßen im Leerlauf aus, da der eigentliche Auslöser für diese Handlung, die zu bebrütenden Eier, nicht mehr vorhanden waren.

Das Aggressionsverhalten, das wir ausschließlich am Revierverhalten der Silbermöwe untersuchten, wurde weder durch sedierend noch durch aktivierend wirkende Substanzen vollständig gehemmt. Lediglich im induzierten Zustand der Ängstlichkeit und der Fluchtbereitschaft nach Amitriptylin und Imipramin, war neben den anderen Verhaltensweisen auch die Revierverteidigung blockiert. Nach Literaturangaben rufen die Antidepressiva Imipramin und Amitriptylin bei anderen Vogelarten und Säugern unterschiedliche Wirkungen hervor. Reisfinken (Padda oryzivora), die A. Funcke (1965) untersuchte, zeigten eine erhöhte lokomotorische Aktivität, bei Hühnerkücken wurden nach J. Schrold (197o) durch Imipramin Teile des Aggressionsverhaltens aktiviert. Bei Mäusen wird dagegen die lokomotorische Aktivität vermindert (A. Funcke, 1965) und das durch Isolierung induzierte Kampverhalten gehemmt (J.P. DaVanzo, M. Daugherty, R. Ruckart, L. Kang, 1966; L. Valzelli, E. Giacalone, S. Garattini, 1967). Diese Ergebnisse, die z.T. eine gegensätzliche pharmakologische Wirkung der gleichen Substanzen bei verschiedenen Tierarten erwarten lassen, können bei genauer Analyse des Verhaltens durchaus als Folge einer Beeinflussung des Verhaltens in der gleichen Richtung interpretiert werden,

die aber bei verschiedenen Tierarten ganz unterschiedliche Reaktionen auslöst. So wird sich eine Maus im Zustand der Ängstlichkeit vorwiegend ruhig verhalten, sich verbergen und weniger mit Artgenossen kämpfen, ein ängstlich gestimmter Kleinvogel (Reisfink) ergreift dagegen sehr leicht die Flucht und wird im Käfig unruhig, ängstliche Hühnerkücken werden hyperaktiv, da sie bei Gefahr instinktiv bei der - im Versuch nicht vorhandenen - Mutter Schutz suchen, um sich bei ihr im Gefieder zu verbergen. Die aggressiven Handlungen, die während der Hyperaktivität beobachtet werden, können wiederum als Übersprunghandlungen einer Konfliktsituation entspringen. Unter Berücksichtigung solcher arteigenen Reaktionen können Unterschiede in der Wirkung von Pharmaka bei einzelnen Tierarten, wie sie in großer Zahl beschrieben werden, sicherlich in vielen Fällen durch die unterschiedliche Anlage der Reaktionsweisen der Tiere in der gleichen Situation (z.B. Angst) eine einfache ethologische Erklärung finden.

Revierverhalten muß aber nicht immer mit Aggressionen verbunden sein. Beim Rotschulterstärling (Agelaius phoeniceus), den F.W. Peek (1972) ebenfalls im Freiland untersuchte, führte allein die Abnahme der Zahl der Gesänge und der Anwesenheit auf weithin sichtbaren Singplätzen, als Folge einer allgemeinen Aktivitätminderung nach der Gabe von Reserpin, zu immer häufigerem Eindringen anderer Männchen in das eigene Revier.

Das Aggressionsverhalten ist pharmakologisch am gründlichsten untersucht worden. M. Krsiak und H. Stein-

berg (1969) kommen nach dem Studium der umfangreichen Literatur und eigener Versuche zu dem Schluß, daß von den zahlreichen Substanzen, die eine Abnahme, und den wenigen, die eine Zunahme aggressiver Akte bei Tieren bewirken, nur wenige wirklich spezifisch sind. Insbesondere ist mit der Sedierung nicht automatisch eine Hemmung der Aggression verbunden. Unseren eigenen Beobachtungen an Möwen entspricht auch die Mitteilung von R.O. Meinecke und A. Cherkin (1972), daß Kampfhähne sofort nach dem Erwachen aus einer Pentobarbitalnarkose wieder zu kämpfen beginnen. Bei einem Vergleich der Beeinflussung von nichtsozialen Verhaltensweisen, wie Schnuppern, Umhergehen, Ruhen, Putzen usw. mit sozialen Verhaltensweisen, wie Annähern, Beschnuppern, aggressive und defensive Akte, Sexualverhalten usw., wird von vielen Autoren dem Sozialverhalten eine größere Empfindlichkeit zugeschrieben als dem stabileren nichtsozialen Verhalten (A.P. Silverman, 1965; M. Kršiak und H. Steinberg, 1969; W. Wuttke, 1971; D.E. Redmond und Mitarb. 1971; K. Tikal, O. Benesova, 1972 usw.). Dies trifft vor allem für das Sichbehaupten in einer höheren Stellung einer Rangordnung zu, die viele in Gruppen lebende Tierarten unter ihren Mitgliedern aufstellen. Die Rangordnung wird vorwiegend durch kämpferische Auseinandersetzungen entschieden, sie festigt sich aber allmählich und bleibt lange Zeit bestehen, ohne daß sie ständig durch neue Aggressionen angegriffen wird. Die ranghohen Tiere verlieren aber ihre dominierende Stellung sehr schnell, wenn sie mit Sedativa,

Tranquilizern, Neuroleptika oder LSD behandelt werden. Nach dem Abklingen der Drogenwirkung nehmen die Tiere ihre ursprüngliche soziale Stellung wieder ein (E.T. Uyeno, 1966; H. Giono-Barber, P. Giono-Barber, G. Bertuletti, 197o; W.T. McKinney und Mitarb., 1971; D.E. Redmond und Mitarb., 1971; M. Tomkiewicz, 1972). Diese Rehabilitation vollzieht sich offenbar ebenso ohne auffallende Kämpfe wie die Wiedereingliederung von längere Zeit von der Gruppe ferngehaltener, unbehandelter Tiere (S.H. Vessey, 1971). Der Verlust der sozialen Stellung von sedierten Tieren und ihre spätere Wiedergewinnung, die sich offenbar ohne erneute Auseinandersetzungen vollzieht, weist auf die große Bedeutung des Ausdrucks und des Allgemeinverhaltens, wie auf die Gewohnheit in den sozialen Beziehungen bei höheren Säugern hin, die, wie gezeigt wurde, auch schon in gewissem Grade bei der Silbermöwe nachzuweisen ist. Wenn auch keine ständigen Kämpfe notwendig sind, so muß die Erhaltung der Rangordnung doch wesentlich an aktive Verhaltensleistungen gebunden sein, die schon im leichten Durchgangs-Syndrom erlöschen. Das Kontaktsitzen des Zebrafinken ist dagegen - vom oft damit verbundenen sozialen Kraulen abgesehen - eine passive Verhaltensweise, wenn der Kontakt mit dem Partner oder der Attrappe einmal hergestellt ist. Diese vorwiegend passive Form einer sozialen Verhaltensweise wird auch in der starken Barbituratvergiftung und in der Hypoxie beibehalten, solange sich der Vogel überhaupt noch auf der Stange zu halten vermag. Die übrigen Verhaltens-

weisen sind währenddessen fast völlig gehemmt.

Auch in dieser Untersuchung war es unvermeidlich, zum Studium der einzelnen Verhaltensweisen verschiedene Tierarten heranzuziehen, bei denen der eine oder andere Ablauf besonders gut ausgeprägt war. Wir haben uns daher bemüht, dem biologischen Wert der einzelnen Handlungen für die Art, sowie den unterschiedlichen Beobachtungsbedingungen, Rechnung zu tragen. Die hervorspringendsten Änderungen angeborenen Verhaltens im Verlauf von Arzneimittelintoxikationen zeichneten sich im Bereich der Fortpflanzung ab, vor allem im Balzverhalten von Vögeln und beim Brüten. Die Abläufe bei der Nahrungsaufnahme und Körperpflege wurden kaum beeinflußt. Soziale Verhaltensweisen sind bei Vögeln noch weitgehend intakt, während die höheren Formen sozialen Verhaltens, wie das Sichbehaupten, in einer dominierenden Stellung einer Rangordnung sehr leicht verlorengeht. Die Hirnreizversuche an Hühnern, die E.v. Holst und W.M. Schleidt (1964) durchführten und über die U.v. Saint-Paul (1965) berichtete, zeigten unter der Wirkung von Reserpin und Barbituraten Erhöhungen der Auslöseschwellen nur bei übergeordneten, in der Stimmungshierarchie hoch stehenden Verhaltensweisen (z.B. Feindverhalten), während die untergeordneten, niedrigen Verhaltenselemente ebenfalls kaum beeinflußt wurden.

## 2. Appetenz, Auslösung und Endhandlung im Durchgangs-Syndrom

Das Appetenzverhalten ist zweifellos am meisten durch

äußere und innere Einflüsse verformbar. Weitaus die meisten Untersuchungen über die Wirkung von Pharmaka auf das Verhalten erfassen Anteile des Appetenzverhaltens, vor allem die Leistungen des Gedächtnis, sowie einige Formen einfacher cognitiver Tätigkeit, wie sie bei Tieren nachweisbar sind (B. Rensch, 1965). Die Minderung und Wiederherstellung dieser Leistungen im Verlauf von Barbituratintixikationen entspricht, wie wir zeigen konnten, ganz der Dynamik des Durchgangs-Syndroms, die mit Hilfe des Böcker-Tests bei Barbituratvergiftungen am Menschen gemessen wurde. Ausfälle und Beeinträchtigungen des Gedächtnis und anderer höherer zerebraler Leistungen müssen somit in dem Maße zu Veränderungen des Appetenzverhaltens führen, wie sie in den jeweiligen Situationen zum Erfolg notwendig sind. Dies bedeutet, es gibt Formen des Appetenzverhaltens, die ohne diese Leistungen auskommen und daher auch im Zustand der Intoxikation ihr Ziel erreichen, und es gibt Formen des Appetenzverhaltens, die vorwiegend auf der Leistungsfähigkeit der höheren zerebralen Aktivität beruhen und die daher im Verhältnis zur Leistungsminderung im Durchgangs-Syndrom versagen müssen.

Die Bedeutung des Auslösers haben wir in Versuchen mit Attrappen untersucht. Es galt nachzuprüfen, ob im Durchgangs-Syndrom grobe Abweichungen von natürlichen Merkmalen der Auslöser eher hingenommen werden als im Normalzustand oder ob das Umgekehrte zutrifft. Hierbei muß natürlich vorausgesetzt werden, daß die Intensität des betreffenden Instinktverhaltens durch die Intoxikation

nicht verändert wird. Das Kontaktsitzen des Zebrafinken bot sich für diese Fragestellung an. Modellierte und bemalte Attrappen lösten das Kontaktsitzen aber selbst in so starken Abweichungen von naturnahen Modellen, wie einem weißen Quader, noch aus, und zwar unabhängig davon, ob die Tiere im Normalzustand, unter Barbituratwirkung oder Sauerstoffmangel geprüft wurden. Eines der Tiere nahm selbst die ruhig gehaltene Hand als Ersatzpartner an.

Auch das, durch elektrische Hirnreizung angeregte Zubeißen der Katze, richtete sich im Normalzustand, wie unter Barbiturateinfluß, in gleicher Weise gegen eine narkotisierte Ratte und gegen ersatzweise angebotene andere Gegenstände.

Verhaltensweisen, die unter der Medikamentenwirkung ausblieben, etwa das Balzverhalten, konnten auch durch verbesserte Attrappen nicht wieder hervorgerufen werden. Die Balz des Kanarienhahns wurde unter Barbituratwirkung oder Sauerstoffmangel auch von zusätzlich zu den Attrappen vom Tonband eingespielten Balzgesängen oder Lockrufen und selbst durch die Anwesenheit eines lebenden Weibchens nicht mehr ausgelöst.

Da die von uns untersuchten Verhaltensweisen auch im Normalzustand von stark verfremdeten Attrappen noch aktiviert wurden, kann die Frage nach der Bedeutung der Auslöser im Durchgangs-Syndrom nicht vollständig beantwortet werden. Es ist jedoch festzustellen, daß im Durchgangs-Syndrom erhöhte Anforderungen an die Natürlichkeit der Merkmale eines Auslösers nicht gestellt werden.

Die Endhandlungen, die nach I. Eibel-Eibesfeldt (1963) zutreffender als Erbkoordinationen bezeichnet werden, bleiben im Durchgangs-Syndrom weitgehend intakt. Die Bewegungen werden meist für das Auge noch deutlicher ausgeführt, wozu die allgemeine Verlangsamung aller motorischen Reaktionen beiträgt. Häufig treten auch einzelne ataktische Bewegungen störend hinzu. Die Bewegungsmuster sind jedenfalls in der Anlage erhalten, auch wenn ihre Ausführung gelegentlich behindert ist. Die Bewegungen sind auch niemals ins Leere gerichtet, sondern stets auf das Zielobjekt hin orientiert. Die Möwe erkennt ihren Partner stets wieder und nur er wird entsprechend begrüßt. Die Katze beißt die Ratte immer, auch bei ungünstiger Lage, nur in die Hals-Brustregion usw. Lediglich in der Reihenfolge der einzelnen Abläufe treten bei der elektrisch ausgelösten Fanghandlung der Katze unter der Barbituratwirkung Änderungen auf, die sich z.T. signifikant von der Reihenfolge im Normalzustand unterscheiden. Da im Wesentlichen aber nur das Zubeißen signifikant vor einige andere, vorwiegend orientierende Verhaltensweisen tritt, kann diese Änderung auch mit der barbituratbedingten Hemmung der Angst erklärt werden.

## 3. Wege der Verhaltensänderung

Als die hauptsächlichsten Wege, auf denen die besprochenen Änderungen angeborener Verhaltensweisen eintreten können, sind zu nennen: 1. Sedierung, 2. Aktivierung, 3. Umstimmung.

Es ist zu erwarten, daß die depressorische Wirkung der Barbiturate zunächst diejenigen Verhaltensweisen hemmt, die den höchsten Grad an Energieleistung benötigen oder deren Antrieb am schwächsten ist. Hohe Energieleistungen verlangen sicherlich die Beutefanghandlungen der Katze, viel geringere Leistungen erfordert dagegen das Brüten. Wir haben gesehen, daß der Beutefang der Katze mit dem Wahrnehmen, Anschleichen, Verfolgen, Beißen und Töten, Umhertragen und schließlich Verzehren einer Ratte, selbst unter neurotoxischen Dosen von Pentobarbital, noch voll ausgeführt wird. Das Bebrüten der Eier, das zweifellos weniger Energie erfordert als die anderen, gleichzeitig noch ausgeführten Instinkthandlungen, vom Putzen bis zum Vertreiben fremder Möwen, unterbleibt dagegen selbst unter Barbituratdosen, die noch keine neurotoxische Wirkung haben. Aktivierende Substanzen riefen in unseren Versuchen niemals eine Intensivierung der auszuführenden Instinkthandlungen hervor. Das ziellose Umherlaufen der durch Chlorpromacin motorisch erregten Möwe, wirkte sich für das Brutgeschäft ebenso ausschließlich nachteilig aus (Eierraub, Auskühlen der Eier), wie die anhaltende Fluchtbereitschaft nach Antidepressiva. Auch aus der Literatur ist uns kein Beispiel einer Verstärkung biologisch sinnvoller Handlungen nach erregend wirkenden Substanzen (Amphetamin, LSD, Mescalin, geringe Dosen von Barbituraten, Alkohol usw.) bekanntgeworden.

Für den Ablauf einer Instinkthandlung im Durchgangs-Syndrom ist somit die Quantität der für die Aktivierung

des motorischen Apparates zur Verfügung stehenden Energie nur von zweitrangiger Bedeutung. Entscheidend dagegen ist die Stärke des inneren Antriebs. Vor allem in den Freilandversuchen konnten wir nachweisen, daß das Verhalten von Tieren trotz erheblicher Barbituratvergiftungen den natürlichen Situationen stets angepaßt bleibt. Bei starker Sedierung werden zwar nicht mehr alle Reize beantwortet, soweit dies aber geschieht, kommt es niemals zu einem, durch Falschorientierung oder Verkennen der Bedeutung von Signalen, bedingten Fehlverhalten.

Nur sehr labile Verhaltensweisen, wie vor allem die Balzhandlungen, werden frühzeitig unterbrochen. Dies geschieht jedoch gerade bei Vögeln in Gefangenschaft sehr leicht durch jede Art von Störungen oder durch körperliches Mißbehagen, von zu tiefer Temperatur bis zu ungewohnten Geräuschen.

Über das Vermögen hinaus, die lebenswichtigen Reaktionen aufrechtzuerhalten, werden auch individuelle Eigenarten einzelner Tiere nicht aufgehoben, wie es zu fordern wäre, wollte man das Verhalten im Durchgangs-Syndrom als eine Reduktion auf rein angeborene, strukturbedingte und automatisch ablaufende Reaktionen im Sinne von Reflexen erklären. Hierzu ist für die Durchführung komplexer Verhaltensweisen der Anteil an Erlerntem - bei der Möwe z.B. über die räumlichen Verhältnisse des Reviers - zu groß, und andererseits gehen auch die indivuellen Eigenarten - z.B. das sehr unterschiedliche Verhalten von Katzen gegenüber lebenden Ratten - im Durchgangs-Syndrom

durchaus nicht verloren. Es muß also eine hohe Integrationsfähigkeit noch erhalten sein, die wir aber mit den angewendeten Methoden nicht sichtbar weiter einengen oder ganz ausschalten konnten, ohne gleichzeitig auch den motorischen Vollzugsapparat der Handlungen völlig zu irritieren. Dagegen schwinden jene zerebralen Leistungen, die einfache Denkvorgänge ermöglichen und die die biologisch weniger relevanten Gedächtnisinhalte aktivieren, bereits bei leichteren oder mittelschweren Intoxikationen und kehren bei abklingender Barbituratwirkung in umgekehrter Reihenfolge wieder zurück. Wir müssen daher beim Tier die biologische Bedeutung der erlernten Gedächtnisinhalte würdigen, d.h. zwischen den Leistungen unterscheiden, die in Form vorgegebener Lerndispositionen direkt in den Ablauf angeborener Verhaltensweisen einbezogen werden, die also gewissermaßen mehr strukturgebunden und weniger anfällig sind und jenen, die, wie in den Dressurversuchen, eher als Orientierungshilfen vorwiegend dem Appetenzverhalten angehören und meist auch nicht über eine längere Zeit hinaus aktuell sind.

Ob ein Reiz in einer bestimmten Situation beantwortet wird und in welcher Weise die Antwort erfolgt, ist von der augenblicklichen Stimmung abhängig. Ein Wechsel der Grundstimmung eines Tieres bewirkt, daß ein Reiz seine Bedeutung plötzlich verliert oder daß er eine andere Reaktion auslöst.

Für die brutgestimmte Möwe ist der Anblick eines Eies im Nest der Auslöser zum Brüten, für die fluchtge-

stimmte Möwe hat das unbedeckte Gelege dagegen diese Bedeutung verloren. Die Truthühner, die W. Schleidt untersuchte, antworteten auf die gleiche Attrappe je nach der augenblicklichen Grundstimmung, einmal mit Führlauten (mütterliches Verhalten) oder mit Fauchlauten (Nestverteidigung). Über den Aufbau und die Steuerung der Grundstimmung wissen wir nur sehr wenig. In der Abb. 1 haben wir versucht, einige der wichtigsten Anteile, die beim Zustandekommen einer angeborenen Verhaltensreaktionen beteiligt sind, mit ihren Verflechtungen zu skizzieren. Hierbei entspricht die Reaktionsbereitschaft in gewisser Weise der Grundstimmung, doch kann dieses Schema dem Aufbau eines differenzierteren Verhaltens nicht ganz gerecht werden. Eine genauere Kenntnis, gerade derartiger Umstimmungsvorgänge, ist aber für die Psychiatrie und die Psychopharmakologie von großer Bedeutung, da die Steuerung und Stabilisierung der Grundstimmung der einzige Weg darstellt, das Verhalten echt und gezielt, sowie nachhaltig zu verändern und nicht nur oberflächlich zu beeinflussen, etwa durch die bloße Abschwächung eines Triebes oder durch die Aktivierung der Motorik.

Wir haben gesehen, daß im leichten Durchgangs-Syndrom nur einzelne, komplexere Verhaltensweisen ausfallen, während andere noch länger bestehen bleiben. Wenn die Intoxikation noch weiter zunimmt, werden schließlich auch diese Verhaltensweisen unterdrückt, bis schließlich im Zustand der Narkose jegliche Reaktionen auf Reize aus der Umwelt erloschen sind. Diese fortschreitende Abschwä-

chung der Fähigkeit, die vorgegebenen Verhaltensmuster zu aktivieren, entspricht der in der Funktionspsychose beobachteten Leistungsminderung jener höheren zerebralen Aktivitäten, an die die seelisch-geistigen Fähigkeiten gebunden sind und die H.H. Wieck als Fundamentalfunktion bezeichnet hat. Das neurologische Substrat und die physiologisch-biochemischen Grundlagen der Fundamentalfunktion sind noch weitgehend unbekannt.

Nach der heutigen Auffassung sind die geistige Tätigkeit des Menschen und die höheren Hirnleistungen bei Tieren an die funktionelle Verknüpfung einer großen Zahl von Neuronen gebunden, wobei die Anzahl der miteinander direkt oder indirekt verbundenen Zellen die Leistungsfähigkeit wesentlich bestimmt. K.S. Lashley (1929 und 1931) hat bereits auf die Abhängigkeit der Lernleistungen bei Ratten vom Ausmaß von Kortexläsionen hingewiesen. Andere Leistungen, die durch Läsionen vergleichsweise geringeren Umfanges ausgeschaltet oder durch punktförmige Reizungen an bestimmten Hirnorten aktiviert werden können, sprechen nach O. Zangwill (1961) nicht gegen K.S. Lashleys Ergebnisse sondern weisen auf das Nebeneinander von Hirnleistungen hin, die an die Aktivität vieler miteinander verbundener Ganglienzellen gebunden sind und anderen, die von umschriebenen Neuronenverbänden geringeren Ausmaßes getragen werden.

Wenn im Verlauf einer Intoxikation zunächst die höchsten und höheren zerebralen Leistungen ausfallen, gefolgt von Anteilen des Instinktverhaltens bis zum letzt-

lichen Verschwinden der Reflexe, so ist eine gewisse Empfindlichkeit der Leistungsart von der Größenordnung der an ihr beteiligten Neuronen nicht zu verkennen. Ein Ausfall oder ein Fehlverhalten einiger weniger Neuronen kann sich im Verbund mit vielen anderen Einheiten exponentiell ausbreiten, wodurch diejenigen Leistungen, die an das Zusammenspiel eines großen Teils der Nervenzellen gebunden sind, eher ausfallen müssen als Leistungen, die auf der Aktivität kleinerer Zellverbände beruhen. Mit neurophysiologischen Methoden ist leicht nachzuweisen, daß polyneuronale Reizantworten, z.B. durch Barbiturate, Sauerstoffmangel, Verschiebungen des Säure-Basengleichgewichts usw. viel eher abgebaut oder verändert werden als oligoneuronale Antworten (H.H. Wieck, 1964; H. Brilmayer, H. Bayer, H.H. Wieck, M. Blösch, 1966; H.H. Wieck, A. Weis, H. Brilmayer, 1966; M. Blösch, 1971). Die Fundamentalfunktion, die als das Ergebnis der neuronalen Tätigkeit eine Leistung trägt, muß somit in den Bereichen, die die Aktivität der höchsten Zahl von Neuronen erfordert, zuerst herabgesetzt werden und nachfolgend in den anderen Bereichen.

Für das Instinktverhalten waren Balz- und Brutverhalten am leichtesten zu stören. Es ist somit zu fordern, daß diese beiden Verhaltensweisen mehr als die anderen dezentralisiert, von einem weiter ausgedehnten Struktursystem beeinflußt werden. Tatsächlich ist dieses Verhalten, im Gegensatz zu anderen Instinkthandlungen, durch die elektrische Reizung einzelner Hirnfelder nur sehr

schwer und nur in Teilreaktionen auszulösen. Nach R.W. Hunsperger (1965, hier auch weitere Literatur) beobachtete R.W. Hess unter 4000 Hirnreizungen bei der Katze nur dreimal Anteile des Sexualverhaltens, die in freundlichem Anschmiegen des Kopfes und des Körpers bestanden. Bei der Taube konnte J.D. Delius (1971 a) zwar gurrende Rufsilben auslösen, die aber meist mit Fluchtverhalten verbunden waren; nur zweimal trat Gurren auch mit Verbeugungen auf. Dagegen gelang es wiederum E. v. Holst und U. v.Saint-Paul (1960), sowie R.E. Phillips und O.M. Youngren (1971) in ausgedehnten Reizversuchen an Hühnern nicht, aus über 1500 Hirnloci (Phillips und Youngren), neben zahlreichen Reaktionen des Drohens, des Angriffs, der Flucht, der Angst, der Gefiederpflege und der Nahrungsaufnahme, auch Verhaltensweisen aus dem Bereich des Fortpflanzungsverhaltens zu aktivieren.

Andere Verhaltensweisen, die durch Hirnreizung leicht auszulösen sind, bleiben auch im schweren Durchgangs-Syndrom lange erhalten. Bei der Silbermöwe konnte J.D. Delius (1971 a, b) neben Nahrungsverhalten (Trampeln) auch zahlreiche Rufe auslösen und wir haben gezeigt, daß die Möwen noch viele Rufe selbst in der schweren Intoxikation noch situationsgerecht hervorbringen, wenn anderes spontanes Verhalten nahezu erloschen ist. E. v.Holst und W.M. Schleidt (1964) fanden bei Hühnern, unter dem Einfluß von Barbituraten, kaum eine Schwellenerhöhung für die elektrische Auslösung des Gackerns.

Wenn weibliches Sexualverhalten bei einigen Säugern

auch nach Abtragung des zerebralen Kortex noch möglich ist, so ist demgegenüber festzuhalten, daß unter normalen Bedingungen die Anteile des Fortpflanzungsverhaltens in ein besonders komplexes hierarchisches System (N. Tinbergen 1952) einbezogen sind, worin immer gewisse Vorbedingungen (z.B. Revierbesitz) erfüllt und vorgeschaltete Handlungen (z.B. Nestbau) abgelaufen sein müssen, damit die weiteren, untergeordneten Verhaltensweisen (z.B. Balz) ablaufen können. Wir nehmen daher an, daß die Einstellung und Ordnung dieser gespeicherten Vorbedingungen und die Bildung der entsprechenden Stimmung nur durch eine weitgehend intakte Fundamentalfunktion möglich ist, während sie unter der reduzierenden Wirkung von Barbituraten usw. in einigen Bereichen dazu nicht mehr in der Lage ist.

Funktionsstörungen der höheren neuronalen Aktivität führen somit bei Tieren und Menschen zu den gleichen Symptomen, die das Durchgangs-Syndrom charakterisieren und legen die Annahme einer allgemeinen Fundamentalfunktion nahe, die die verschiedenen Formen der höheren, integrierenden zerebralen Tätigkeit trägt. Der Tierversuch zeigt darüberhinaus, daß die angeborenen Verhaltensweisen im zunehmenden Durchgangs-Syndrom bemerkenswert stabil bleiben. Sie werden im Grunde bis zur Hemmung durch die neurotoxischen Störungen nur quantitativ beeinträchtigt, wobei die Stärke ihres inneren Antriebs für die Auslösung der Instinkthandlung neben der Anforderung an die Fundamentalfunktion maßgebend ist.

## VII. Zusammenfassung

Die zur Gruppe der reversiblen Funktionspsychosen zählenden Durchgangs-Syndrome stellen nach H.H. Wieck die unspezifischen Äußerungsformen spezieller Hirnerkrankungen dar. Sie äußern sich vor allem durch eine Verlangsamung der seelisch-geistigen Abläufe, Störungen der Denkfunktionen, des Gedächtnis, des sinnlichen und inneren Wahrnehmens sowie des Fühlens und Wollens. Durchgangs-Syndrome sind mit Hilfe von Leistungstests genau quantifizierbar, ihre Schwere nimmt mit dem zugrundeliegenden Krankheitsprozess zu und klingt mit ihm wieder ab. In Tierversuchen wurde der Frage nachgegangen, ob und in welchem Ausmaß diese Störungen auch Einfluß auf angeborene Verhaltensleistungen nehmen.

1. Durchgangs-Syndrome wurden vorzugsweise durch Barbituratintoxikationen induziert. Die zeitlichen Verläufe des Barbituratspiegels im Serum, seine Auswirkungen auf verschiedene neurophysiologische Meßgrößen, klinische Symptome und angelerntes Verhalten werden beschrieben. Zur Beurteilung der Schwere des Durchgangs-Syndroms im Tierversuch sind klinische Anzeichen und Verlaufsbeobachtungen geeigneter als die Bestimmung der absoluten Barbituratkonzentration im Serum, die bei gleicher Dosis inter- und intraindividuell sehr unterschiedlich sein kann.

2. Nach dem Erwachen aus einer Barbituratnarkose treten Leistungsminderungen in angelernten Wahlhandlungen, ihrem Schwierigkeitsgrad entsprechend, mit dem sinkenden Barbituratspiegel wieder zurück.

3. In den großen Bereichen angeborenen Verhaltens treten Ausfälle im zunehmenden Durchgangs-Syndrom zuerst im Fortpflanzungsverhalten (Balz, Brüten, Brutpflege) hervor. Anteile aus den Bereichen Ernährung, Körperpflege, Sozialverhalten, überdauern länger und werden meist erst durch die neurotoxischen Auswirkungen auf die Motorik unterbrochen.

4. Angeborene Verhaltensweisen werden im Durchgangs-Syndrom nur quantitativ, nicht qualitativ verändert. Ob eine Instinkthandlung zur Ausführung kommt, wird durch die Stärke des inneren Antriebs bestimmt. Fehlverhalten durch Falschorientierung oder Verkennen der Bedeutung von Signalen war nicht zu beobachten. Selbst individuelle Eigenarten im Ablauf des Instinktverhaltens bleiben erhalten.

5. Die Ausfälle des Brutverhaltens von freilebenden Silbermöwen werden bewirkt durch:

a) Sedierung durch Barbiturate, Reserpin, Chloralose,
b) Aktivierung der Motorik durch Chlorpromacin,
c) Unwohlsein mit Erbrechen nach Levomepromacin u.a.,
d) ängstliche Gespanntheit nach Amitriptylin, Imipramin u.a.

6. Die Anwendung von Psychopharmaka bietet dem Ethologen vielfältige Möglichkeiten, z.B. durch Aktivierung, Sedierung und Umstimmung, die Organisation, die Bedeutung und das Zusammenspiel einzelner Triebhandlungen im Verhalten von Tieren zu untersuchen, einige Beispiele werden beschrieben und diskutiert.

7. Die Anfälligkeit des Fortpflanzungsverhaltens beruht auf seiner Abhängigkeit von zahlreichen inneren und äußeren Faktoren. Die Aktivierung gespeicherter Informationen, ihre Verarbeitung und die Einstellung der entsprechenden Stimmungen geschieht, im Gegensatz zu anderen Verhaltensweisen, in einem weiter verzweigten neuronalen System.

8. Die neuronale Aktivität, die diese Einstellungen ermöglicht, ist die Grundlage der allgemeinen Fundamentalfunktion nach H.H. Wieck. Ihre Beeinträchtigung im Durchgangs-Syndrom bewirkt mit fortschreitender Reduzierung zunächst Ausfälle der an die höchste integrative Tätigkeit des Zentralnervensystems gebundenen "höheren" Leistungen und nachfolgend der einfacheren integrativen Leistungen, bis hin zu den mehr verzweigt und schließlich den vorwiegend lokal kontrollierten Instinkthandlungen.

## VIII. Literatur

1. Andersen, P., S.A. Andersson, T. Lømo:

Some factors involved in the thalamic control of spontaneous barbiturate spindles.
J. Physiol. 192 (1967) 257-281

2. Andersen, P., S.A. Andersson, T. Lømo:

Nature of the thalamo-cortical relations during spontaneous barbiturate spindle activity.
J. Physiol. 192 (1967) 283-307

3. Bainbridge, J.G.:

The effect of psychotropic drugs on food reinforced behaviour and on food consumption.
Psychopharmacologia (Berl.) 12 (1968) 204-213

4. Bernhard, K., J.D. Goetschel und H. Wagner:

Zur Verteilung von tritiertem Pentobarbital im Zentralnervensystem der Ratte.
Helv. Chim. Acta 44 (1961) 1554-1558

5. Bignami, G.:

Pharmacologic influences on mating behavior in the male rat. Effects of d-amphetamine, LSD-25, strychnine, nicotine and various anticholinergic agents.
Psychopharmacologia (Berl.) 10 (1966) 44-58

6. Blösch, M.:

Das Säure-Basengleichgewicht der Katze und seine Veränderungen durch die Narkose und künstliche Beatmung im akuten neurophysiologischen Experiment.
Z. Biol. 116 (1969) 314-320

7. Blösch, M.:

Die Auswirkungen von respiratorischen Acidosen und Alkalosen auf direkte kortikale Reizantworten bei der Katze.
Z. Biol. 116, (1971) 429-44o

8. Blösch, M.:

Über den Einfluß von Phenobarbital auf das Brutverhalten der Silbermöwe (Larus argentatus argentatus Pontopp).
Z. Tierpsychol. 28 (1971) 487-493

9. Blösch, M.:

Über die Wirkung einiger Phenothiacine auf das Verhalten von freilebenden Silbermöwen (Larus a. argentatus Pontopp).
Psychopharmacologia (Berl.) 25 (1972) 38o-387

1o. Blösch, M.:

Barbituratkonzentration im Blutserum und respiratorische Acidose bei der Katze.
Arzneim.-Forsch. (im Druck)

11. Blösch, M. und W. Haßler:

Hirnvolumenänderungen und Blutgase bei der Katze
In Vorbereitung

12. Blum, K.:

Effects of chlordiazepoxide and pentobarbital on conflict behavior in rats.
Psychopharmacologia (Berl.) 17 (197o) 391-398

13. Böcker, F.:

Eine Methode zur genaueren Erfassung von Bewußtseinstrübungen und Durchgangs-Syndromen.
Schweiz. Arch. Neurol. Psychiat. 88 (1961) 332-338

14. Brilmayer, H., H. Bayer, H.H. Wieck und M. Blösch:

Der Anstieg des Barbituratspiegels im Serum. Seine Auswirkungen auf den Blutdruck und auf die Hirnrindenaktivität.
Arzneim.-Forsch. 16 (1966) 1635-164o

15. Brimblecombe, R.W.:

Effects of psychotropic drugs on open-field behaviour in rats.
Psychopharmacologia (Berl.) 4 (1963) 139-147

16. Craig, W.:

Appetites and aversions as constituents of instincts.
Biol. Bull. 34 (1918) 91-1o7

17. Daun, H.:

Zur formalen Genese der Psychosen.
Fortschr. Neurol. Psychiat. 41 (1973) 1-52

18. DaVanzo, J.P., M. Daugherty, R. Ruckart and L. Kang:

Pharmacological and biochemical studies in isolation-induced fighting mice.
Psychopharmacologia (Berl.) 9 (1966) 21o-219

19. Delius, J.D.:

Neural substrates of vocalizations in gulls and pigeons.
Exp. Brain Res. 12 (1971 a) 64-8o

2o. Delius, J.D.:

Foraging behaviour patterns of Herring Gulls elicited by electrical forebrain stimulation.
Experientia 27 (1971 b) 1287-1289

21. Domek, N.S., C.F. Barlow and L.J. Roth:

An ontogenic study of phenobarbital-$C^{14}$ in cat brain.
J. Pharmacol.exp. Ther. 13o (196o) 285-293

22. Drent, R.H.:

Functional aspects of incubation in the Herring Gull (Larus argentatus Pont.).
Brill, Leiden 1967

23. Drost, R., E. Focke und G. Freytag:

Entwicklung und Aufbau einer Population der Silbermöwe, Larus argentatus argentatus.
J. Ornithol. 1o2 (1961) 4o4-429

24. Eibl-Eibesfeldt, I.:

Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung. Ethologie.
Piper, München 1967

25. Flügel, K.A., G. Reinhardt, W. Dietzfelbinger, W. Kinzel und U. Ferner:

Verlaufsuntersuchungen bei Durchgangs-Syndromen infolge akuter Alkoholeinwirkung.
Arzneim.-Forsch. 22 (1972) 1215-122o

26. Fraňková, S.:

Effect of amphetamine and chlorpromazine on maternal behaviour of rats.
Act. nerv. sup. (Praha) 14 (1972) 166-167

27. Funcke, A.B.H.:

The use of paddy birds in the screening of stimulating and sedative drugs.
Arch. int. Pharmacodyn. 154 (1965) 137-147

28. Giono-Barber, H., P. Giono-Barber et G. Bertuletti:

Méthode d' essai des substances psychotropes sur le comportement de domination du Singe Cynocéphale (Papio Papio).
C.R. Soc. Biol. 164 (1970) 199-203

29. Goethe, F.:

Die Silbermöwe
Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt 1956

30. Goethe, F.:

Das Herabstarren, eine Übersprungbewegung bei den Lariden.
Behaviour 11 (1957) 308-317

31. Goethe, F.:

Zur Taxionomie der Silbermöwe (Larus argentatus) im südlichen deutschen Nordseegebiet.
Vogelwarte 21 (1961) 1-24

32. Gogolak, G.:

Die Wikung von Pentobarbital auf die Zelltätigkeit des Nucleus Ruber.
Naunyn-Schmiedebergs Arch. Pharmakol. 267 (1970) [illegible]

33. Harrison, C.J.O.:

Solitary song and its inhibition in some Estrildidae.
J. Ornithol. 103 (1962) 369-379

34. Haßler, W.:

Ein Beitrag zur Entstehung und Rückbildung des Hirnödems bei der Katze im akuten neurophysiologischen Experiment in Abhängigkeit von Blutgasänderungen und Blutdruck
Dissertation, Erlangen 1971

35. Herz, A. und J. Fuster:

Über die Wirkung von Barbituraten und Amphetamin auf die Entladungstätigkeit corticaler Neurone.
Naunyn-Schmiedebergs Arch. exp. Path. u. Pharmak. 249 (1964) 146-161

36. Holst, E.v. und U.v. Saint-Paul:

Vom Wirkungsgefüge der Triebe.
Naturwiss. 18 (196o) 4o9-422

37. Holst, E.v. und W.M. Schleidt:

Wirkungen von Psychopharmaka auf instinktives Verhalten.
In: Bradley, P.B., F. Flügel, P. Hoch (Eds.) Neuro-Psychopharmacology 3, 22-29.
Elsevier, Amsterdam, London, New York 1964

38. Hunsperger, R.W.:

Comportements affectifs provoqués par la stimulation électrique du tronc cérébral et du cerveau antérieur.
J. Physiol. (Paris) 55 (1963) 45-98

39. Iersel, J.J.A. van, A.C.A. Bol:

Preening of two tern spezies. A study on displacement activities.
Behaviour 13 (1958) 1-88

4o. Immelmann, K.:

Zur biologischen Bedeutung des Estrildidengesanges.
J. Ornithol. 1o9 (1968) 284-299

41. Jacobs, B.L., B. Farel:

Motivated behaviors produced by increased arousal in the presence of goal objects.
Physiol. Behavior 6 (1971) 473-476

42. Kadlecová, O., M. Kršiak, K. Mašek:

Relationship between the changes of body temperature and behaviour in rats.
Activ. nerv. sup. (Praha) 14 (1972) 171-172

43. Kortlandt, A.:

Eine Übersicht über die angeborenen Verhaltensweisen des mitteleuropäischen Kormorans.
Arch. neerl. Zool. 4 (1940) 401-442

44. Kršiak, M., H. Steinberg:

Psychopharmacological aspects of aggression: A review of the literature and some new experiments.
J. Psychosomatic Res. 13 (1969) 243-252

45. Kuhlmann, K., M. Oduah und H. Coper:

Über die Wirkung von Barbituraten bei Ratten verschiedenen Alters.
Naunyn-Schmiedebergs Arch. Pharmak. 265 (1970) 310-320

46. Kumar, R.:

Psycho-active drugs, exploratory activity and fear.
Nature (Lond.) 218 (1968) 587-588

47. Lashley, K.S.:

Brain mechanisms and intelligence. A quantitative study of injuries to the brain.
Nachdruck der 1. Aufl. von 1929
Dover, New York 1963

48. Lashley, K.S.:

Mass action in cerebral function.
Sience 73 (1931) 245-254

49. Leyhausen, P.:

Verhaltensstudien an Katzen.
3. Aufl.
Parey, Berlin und Hamburg 1973

50. Lorenz, K.:

Das sogenannte Böse. Zur Naturgeschichte der Aggression.
Borotha-Schoeler, Wien 1963

51. Marler, P.R., W.J. Hamilton III:

Tierisches Verhalten.
Originaltitel: Mechanisms of animal behavior. 1966
BLV, München, Bern, Wien 1972

52. McKinney, W.T., R.G. Eising, E.C. Moran, St.J. Suomi, F. Harlow:

Effects of reserpine on the social behavior of Rhesus Monkeys.
Dis. Nervous Syst. 32 (1971) 735- 741

53. Meinecke, R.O. and A. Cherkin:

Failure of ethanol or pentobarbital to suppress fighting in the Pit Gamecock (Gallus gallus).
Psychopharmacologia (Berl.) 25 (1972) 189-194

54. Morpurgo, C.:

Drug-induced modifications of discriminated avoidance behaviour in rats.
Psychopharmacologia (Berl.) 8 (1965) 91-99

55. Mysliveček, J., J. Hassmannovâ, Z. Chaloupka:

Changes of averaged cortical evoked potentials under the influence of barbiturates.
Activ. nerv. sup. (Praha) 14 (1972) 177-178

56. Norton, St.:

An analysis of cat behavior using chlorpromazine and amphetamine.
Int. J. Neuropharmacol. 6 (1967) 3o7-316

57. Peek, F.W.:

The effect of tranquilization upon territory maintenance in the male Red-Winged Blackbird (Agelaius phoeniceus).
Anim. Behav. 2o (1972) 119-122

58. Phillips, R.E., O.M. Youngren:

Brain stimulation and species-typical behaviour: Activities evoked by electrical stimulation of the brains of chickens (Gallus Gallus).
Anim. Behav. 19 (1971) 757-779

59. Redmond, D.E., J.W. Maas, A. Kling, and H. Dekirmenjian:

Changes in primate social behavior after treatment with alpha-methyl-para-tyrosine.
Psychosom. Med. 33 (1971) 97-113

6o. Reinoso-Suárez, F.:

Topographischer Hirnatlas der Katze für experimentalphysiologische Untersuchungen.
Merck AG, Darmstadt 1961

61. Rensch,B.:

Die höchsten Hirnleistungen der Tiere.
Naturw. Rdsch. 18 (1965) 91-1o1

62. Riss, W.:

Overview of the design of the central nervous system and the problem of the natural units of behavior.
Brain Behav. Evol. 1 (1968) 124-131

63. Kiss, W.:

Overview of the design of the central nervous system and the problem of the natural units of behavior. II. Dichotomous organization of sensory pathways and its relation to behavior.
Brain Behav. Evol. 1 (1968) 175-178

64. Rothe, O.:

Observation of the grooming behavior of reserpinized White Mice as a method for investigating reserpine antagonism and synergism.
Psychopharmacologia (Berl.) 18 (1970) 154-162

65. Saint-Paul, U.v.:

Einfluß von Pharmaka auf die Auslösbarkeit von Verhaltensweisen durch elektrische Reizung.
Z. vergl. Physiol. 50 (1965) 415-446

66. Schleidt, W.:

Angeborene Verhaltensweisen und ihre Steuerung durch Pharmaka.
In: Achelis, J.D. und H.v. Ditfurth (Eds.): Befinden und Verhalten. pp. 16-35
Thieme, Stuttgart 1961

67. Schmidt, R. und O.D. Creutzfeldt:

Veränderungen von Spontanaktivität und Reizantwort retinaler und geniculärer Neurone der Katze bei fraktionierter Injektion von Pentobarbital-Na (Nembutal).
Pflügers Arch. ges. Physiol. 300 (1968) 129-147

68. Schneider, K.:

Klinische Psychopathologie. 8. ergänzte Auflage.
Thieme, Stuttgart 1967

69. Schrold, J.:

Aggressive behaviour in chicks induced by tricyclic antidepressants.
Psychopharmacologia (Berl.) 17 (1970) 225-233

70. Schug, D.:

Die Wirkung von Pentobarbital auf einige körperliche Befunde und erlernte Verhaltensreaktionen in Abhängigkeit vom Serumbarbituratspiegel bei der Katze.
Dissertation, Erlangen 1972

71. Sevenster, P.:

A causal analysis of a displacement activity: Fanning in Gasterosteus aculeatus.
Behaviour suppl. 9 (1961)

72. Silverman, A.P.:

The social behaviour of laboratory rats and the action of chlorpromazine and other drugs.
Behaviour 27 (1966) 1-38

73. Taghavy, A.:

Evozierte Potentiale, Reaktionszeiten und psychologische Teste im normalen Zustand und in leichten Durchgangs-Syndromen.
In Vorbereitung

74. Tikal, K., O. Benešová:

The effect of some psychotropic drugs on contact behavior in a group of rats.
Activ. nerv. sup. (Praha) 14 (1972) 168-169

75. Tinbergen, N.:

Die Übersprungbewegung.
Z. Tierpsychol. 4 (1940) 1-40

76. Tinbergen, N.:

Die Welt der Silbermöwe. Eine Untersuchung des Sozialverhaltens von Vögeln.
(Originaltitel: The Herring Gull's world.
Musterschmidt, Göttingen, Berlin, Frankfurt 1958

77. Tinbergen, N.:

Instinktlehre. Vergleichende Erforschung angeborenen Verhaltens. 5. Aufl.
(Originaltitel: The study of instinct. 1952)
Parey, Berlin, Hamburg 1972

78. Tomkiewicz, M.:

Amylobarbitone abolishes social dominance hierarchies in laboratory rats.
Brit. J. Pharmacol. 44 (1972) 351 P

79. Uyeno, E.T.:

Effects of D-lysergic acid diethylamide and 2-brom-lysergic acid diethylamide on dominance behavior of the rat.
Int. J. Neuropharmacol. 5 (1966) 317-322

80. Valzelli, L., E. Giacalone, S. Garattini:

Pharmacological control of aggressive behavior in mice.
Europ. J. Pharmacol. 2 (1967) 144-146

81. Vessey, St.H.:

Free-ranging Rhesus Monkeys: Behavioural effects of removal, separation and reintroduction of group members.
Behaviour 4o (1971) 216-227

82. Wickler, W.:

Stammesgeschichte und Ritualisierung. Zur Entstehung tierischer und menschlicher Verhaltensmuster.
Piper, München 197o

83. Wieck, H.H.:

Direkte corticale Reizantworten, Impulse und polyneuronale Aktivitäten während der Hypoxie.
Dtsch. Z. Nervenheilk. 186 (1964) 299-316

84. Wieck, H.H.:

Zur Syndromgenese hirnarteriosklerotischer Psychosen.
Med. Welt (Stuttg.) 1598-16o4 (1965)

85. Wieck, H.H.:

Lehrbuch der Psychiatrie.
Schattauer, Stuttgart 1967

86. Wieck, H.H., H. Brilmayer, N. Picka:

Durchgangs-Syndrome infolge von Vergiftungen mit Barbituraten.
Fortschr. Neurol. Psychiat. 3o (1962) 3o4-324

87. Wieck, H.H., A. Weis und H. Brilmayer:

Abhängigkeit der corticalen Spindelaktivität vom Serumbarbituratspiegel.
Dtsch. Z. Nervenheilk. 189 (1966) 153-163

88. Wuttke, W.:

Das Spontanverhalten der Katze und seine Beeinflussung durch Psychopharmaka.
Arzneim.-Forsch. 21 (1971) 2o59-2o68

89. Zangwill, O.L.:

Lashley's concept of cerebral mass action.
In: Thorpe, W.H. und O.L. Zangwill (Eds.):
Current problems in animal behaviour. pp. 59-87
Univ. Press, Cambridge 1961

## Nachwort

An dieser Stelle soll all denen gedankt werden, die durch ihre Hilfe zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben. Mein ganz besonderer Dank geht dabei an Herrn Prof. Dr. H.H. Wieck, der mir einen Großteil der wissenschaftlichen Voraussetzungen übermittelt und durch seine Lehre den Weg zu dieser Untersuchung gewiesen hat. Zu danken habe ich auch Herrn Prof. Dr. W. Scheid und Herrn Prof. Dr. A. Stammler sowie zahlreichen Kolleginnen und Kollegen an den Nervenkliniken in Köln und Erlangen, die mir durch ihre Vorlesungen, Diskussionen und Anregungen das Fachgebiet der Neurologie und Psychiatrie nahegebracht haben. Mein besonderer Dank gilt auch den Damen und Herren des Instituts für Vogelforschung "Vogelwarte Helgoland" in Wilhelmshaven, vor allem ihrem Leiter, Herrn Dr. F. Goethe, für wertvolle Beratung bei der Durchführung der Freilandversuche und vielseitige, tatkräftige Unterstützung. Ferner danke ich Herrn Dipl. Psychologen S. Lehrl für seine Beratung bei der statistischen Auswertung der Versuche sowie meinen technischen Mitarbeiterinnen, die an den einzelnen Projekten mitgewirkt haben, Frau R. Brunner, Frau I. Schülke und Frau E. Hoh.

ISBN: 3-921222-56-7